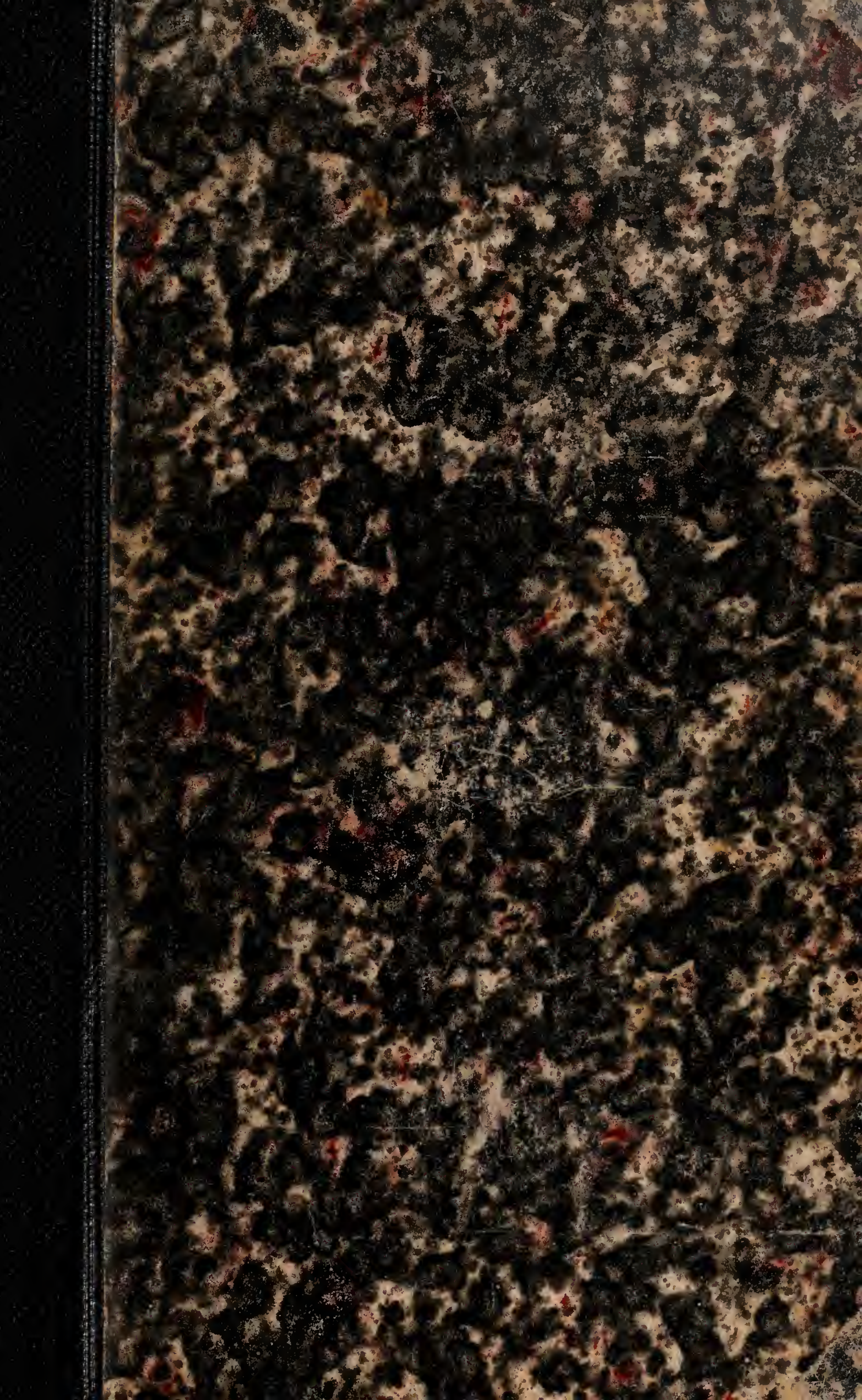





MBL/WHOI
0 0301 0063785 6







EXPERIMENTAL-ZOOLOGIE.

EINE ZUSAMMENFASSUNG DER DURCH VERSUCHE ERMITTELTEN GESETZMÄSZIGKEITEN TIERISCHER FORMEN UND VERRICHTUNGEN

VON

DR. PHIL. HANS PRZIBRAM,
PRIVATDOZENT AN DER WIENER UNIVERSITÄT.

I.

EMBRYOGENESE
(EI-ENTWICKLUNG).

LEIPZIG UND WIEN.
FRANZ DEUTICKE.
1907.

EMBRYOGENESE.

EINE ZUSAMMENFASSUNG DER DURCH VERSUCHE ERMITTELTEN GESETZMÄSZIGKEITEN TIERISCHER

EI-ENTWICKLUNG

(BEFRUCHTUNG, FURCHUNG, ORGANBILDUNG)

VON

DR. PHIL. HANS PRZIBRAM,
PRIVATDOZENT AN DER WIENER UNIVERSITÄT.

MIT 16 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

LEIPZIG UND WIEN.
FRANZ DEUTICKE.
1907.

Verlags-Nr. 1361.

Druck von Rudolf M. Rohrer in Brünn.

Vorwort.

Der Plan zu einer „Experimentalzoologie“ ist aus der Neubearbeitung der vor drei Jahren erschienenen „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere“ hervorgegangen.

Den von verschiedenen Seiten geäußerten Wünschen nach Beigabe von Tafeln, übersichtlichen Literaturnachweisen und ausführlicherer Behandlung einiger Kapitel konnte nur durch eine sehr wesentliche Veränderung und Vermehrung des Umfanges der „Einleitung“ entsprochen werden.

Da ich unterdessen für die Universitätsvorlesungen alle Kapitel in erweitertem Maße niedergeschrieben hatte, so lag es nahe, die Vorlesungen der einzelnen Semester als Grundlage für je einen Abschnitt des erweiterten Buches zu verwenden.

Hiermit war der Umfang auf das Fünffache der „Einleitung“ angewachsen und es schien nicht mehr angemessen, das Buch noch als „zweite Auflage der Einleitung“ zu bezeichnen. Zugleich erwies sich die Trennung von morphologischen und physiologischen Versuchen bei der ausführlicheren Behandlung als unmöglich und es wurde daher als passender Titel der von den Amerikanern in ihrer neuen Zeitschrift geprägte Ausdruck: „Experimentalzoologie“ vorgezogen.

Um die Anschaffung des infolge der Tafeln kostspieliger gewordenen Werkes zu erleichtern, ist der Herr Verleger mit mir übereingekommen, jeden Abschnitt als eigenes Heft herauszugeben und getrennt erhältlich zu machen. Damit ist es ermöglicht, ohne Verpflichtung, das ganze Werk abzunehmen, jenen Abschnitt, der gerade das Interesse erregt, zu erlangen.

Jeder Abschnitt bildet ein abgeschlossenes Ganzes, soweit dies bei dem Ineinandergreifen der biologischen Probleme über-

haupt möglich ist. Auf diese Art wird zugleich ein rascheres Erscheinen der bereits druckfertigen Abschnitte erreicht, ohne daß sich, wie bei Lieferungswerken, das Fehlen der Fortsetzung störend bemerkbar machen würde.

Die fünf Hefte, von denen das erste hier vorliegt, werden in Zwischenräumen von ungefähr einem halben Jahre erscheinen und sich mit folgenden Problemen beschäftigen:

1. **Embryogenese,** Eientwicklung: Befruchtung, Furchung, Organbildung.
2. **Regeneration,** Wiedererzeugung: Nachwachsen, Umformung, Mißbildung.
3. **Phylogenese,** Artbildung: Arteigenheit, Artübertragung, Artwandlung.
4. **Vitalität,** Lebenszustand: Kolloïdform, Wachstum, Bewegung.
5. **Funktion,** Verrichtung: Ausübung, Wechselwirkung, Anpassung.

Das vorliegende erste Heft beschäftigt sich also bloß mit der erstmaligen Entwicklung des einzelnen Tierexemplares ohne Rücksicht auf dessen Abstammung, während die Probleme der Vererbung und Abstammung der Arten im 3., das Wachstum des entwickelten Tieres und das Verhältnis von Kern und Zelleib im 4., das sekundäre Nachwachsen verlorener Teile im 2., die der Erhaltung des funktionsfähigen Zustandes (einschließlich Geschlecht) im 5. Hefte zur Berücksichtigung gelangen. Die Literatur ist bis Ende 1906 einbezogen.

Biologische Versuchsanstalt
in Wien (Prater)
Ostern, 1907.

Hans Przibram.

Inhalt.

Einleitung.

Betrachten wir die Teile eines Tierkörpers unter dem Mikroskope, so erweisen sich dieselben aus kleineren Einheiten zusammengesetzt, welche wir Zellen nennen. Nur die niedrigsten Tierformen, die Protozoen oder Urtiere entsprechen bloß einer einzigen solchen Zelle. Bei ihnen ist nur ein „Zellkern" vorhanden oder zwar mehrere solche, die aber nicht durch Querwände des Zelleibes voneinander getrennt sind.

Bei der Vermehrung der Urtiere teilt sich der Zellkern und der Zelleib und es entstehen auf diese Art neue Exemplare.

Während eine Fortpflanzung durch Teilung bei den Mehrzelligen (Metazoen) nur unter den niedrigeren Arten vorkommt, treten bei allen Metazoenarten wenigstens zu gewissen Zeiten eigene „Keimzellen" auf, für die das Material vom Anfange der Entwicklung des betreffenden Tierexemplares an beiseite gesetzt worden war, indem zur Formbildung andere Zellen, die „Körperzellen", Verwendung fanden. Die früher vielfach gemachte Annahme, daß auch einzelne Körperzellen bei niederen Metazoen (Spongien, Coelenteraten) noch die Fähigkeit besäßen, sich nach Differenzierung wieder in Keimzellen umzuwandeln, ist bisher nirgends bewiesen worden (Maas und Brauer).

Die männlichen oder weiblichen Keimzellen entstehen an bestimmten Körperstellen in den „Keimlagern".

Vor ihrer vollständigen Ablösung zeigen sie ebenso wie Körperzellen eine „basale" und eine „freie" Fläche (Hatschek, Mark, Rabl).

Die Kerne der männlichen Fortpflanzungszellen, der Spermatozoen, erhalten nur die halbe Anzahl der zu bestimmten Zeiten

sichtbaren „Kernschleifen“ im Vergleiche zu denen der Körperzellen ein und derselben Tierart [I, 1].*)

Die weiblichen Keimzellen oder Eier müssen bis zur Vereinigung ihres Kernes mit dem Kerne des eingedrungenen Spermatozoons eine analoge Verringerung (Reduktion) der Kernschleifenzahl durch die Ausstoßung der sogenannten „Richtungskörper“ erfahren [I, 2], so daß bei der Vereinigung die gleiche Chromosomenzahl von jedem Elter beigesteuert und im besamten Ei die ganze Chromosomenzahl der Körperzellen wiederhergestellt wird [I, 3].

Mit diesem Akte ist der Beginn der individuellen Entwicklung des „Embryo“ gegeben.

Bloß in seltenen Fällen kann normalerweise die Entwicklung eines Embryos aus einem Ei auch ohne Zutritt von Sperma erfolgen (Drohne; Blattläuse, Entomostraken), was wir als „Parthenogenese“ zu bezeichnen gewohnt sind.

Auf das Eindringen des Spermatozoons und die Vereinigung seines Kernes mit dem des Eies erfolgt der als „Furchung“ bezeichnete Vorgang, nämlich die Zerlegung der Eimasse in kleinere Teile, sogenannte Blastomeren, durch einschneidende Furchen, denen jedesmal die sogenannte „mitotische“ Teilung der Kerne unter Bildung von Strahlungsfiguren („Astrosphären“) vorhergeht. Hierbei werden alle Chromosomen oder Kernschleifen der Länge nach halbiert und je eine Hälfte jedes Chromosomes geht in die Blastomerenkerne über [I, 4—6].

Am Ende der Furchung erscheint das Ei als ein Aggregat kugelförmiger Blastomeren, insoweit die Furchen nicht etwa durch Dottermassen an vollständiger Durchschnürung gehindert worden waren. Im Innern dieses „Morulastadiums“ kann eine Höhlung entstehen, die es in ein „Blastalastadium“ überführt [I, 7].

Nun beginnt die „Gastrulation“, typischerweise durch Einstülpung einer bestimmten Partie von Blastomeren, wodurch die „Primitivorgane“, nämlich das eingestülpte „entodermale“ und das nichteingestülpte „ektodermale“ Keimblatt ihre Entstehung nehmen [I, 8].

Die Zellen des Ekto- und Entodermes erlangen weiterhin verschiedene Differenzierungen und damit verschiedene Funktionen.

---

*) Eckig eingeklammerte Zahlen weisen auf Abbildungen hin: römische Zahlen auf Tafel-, arabische auf Figurennummern. — In runden Klammern stehende Ziffern beziehen sich auf die Jahreszahlen im Literaturverzeichnis.

An der ektodermalen Partie bilden sich zunächst meist Wimperschöpfe, Wimperringe und ähnliche Gebilde, während das Entoderm in verschiedene „Darmregionen“ sich zu sondern beginnt [I, 9]. Zwischen den beiden primären Keimblättern werden entweder Stützgallerten, zellenloses Mesenchym abgesondert (Coelenteraten) oder ein sekundär eingestülptes, zelliges „Mesoderm“ bildet Stützgewebe aus (Coelomaten).

Das Ektoderm liefert weiterhin die Hautbedeckung, oft inklusive oraler (Mund-) und analer (After-) Einstülpung („Stomodaeum“ und „Proctodaeum“), die Sinnesorgane und Nerven; das Entoderm liefert das innere Verdauungsrohr samt seinen Anhängen, die zur Atmung, Sekretion u. s. f. dienen; das Mesoderm liefert Muskeln, Bindegewebe und außer bei den Coelenteraten die Keimlager.

Roux unterscheidet zwei Perioden, die der organbildenden Entwicklung und die der funktionellen Entwicklung, in welch letzterer die Organe ihre spezifische Form bereits erlangt haben und ihre Funktion auszuüben imstande sind.

Die bisher gegebene kurze Rekapitulation der normalen Entwicklung bezog sich hauptsächlich auf solche Formen, die bereits früh die erste Periode der „organbildenden“ Entwicklung verlassen und ein selbständiges, funktionelles Leben führen.

Bei solchen, welche länger in der Eihülle oder gar im mütterlichen Organismus bleiben, pflegen die Stadien der starken Wimperbildung unterdrückt zu werden und überhaupt eine Zusammenziehung der frühen Entwicklungsstadien stattzufinden.

Insbesondere können dann auch jene Stadien in Fortfall kommen, die als „Larven“ bezeichnet werden, nämlich Jugendstadien, die durch funktionierende, aber von denen des vollkommenen Zustandes („Imago“) wesentlich verschiedene „provisorische“ Organe ausgezeichnet sind und vor Erlangung der definitiven Gestalt erst eine „Metamorphose“ durchmachen müssen (Insekten, Frösche).

Namentlich bei der vollkommenen Metamorphose treten die Fragen „der organbildenden Entwicklung“ wieder an uns heran und es dürfte sich daher empfehlen, die Entwicklungsmechanik tierischer Embryonen im weitesten Sinne zu verstehen, also bei früh beweglichen Tieren auch bis zu dem Stadium, in welchem die definitiven Organe angelegt sind und für den Gebrauch fertiggestellt werden.

I. Kapitel.

Befruchtung.

Das erste Problem der Entwicklungsmechanik tierischer Embryonen betrifft naturgemäß die Ursache, welche den Übergang der ruhenden Eizelle in einen Zustand fortschreitender Entwicklung veranlaßt.

Als solche hatte die deskriptive Entwicklungsgeschichte im allgemeinen den Hinzutritt eines Spermatozoons ermittelt, während die selten vorkommenden Parthenogenesen als „Ausnahmsfälle" behandelt wurden.

Schon diese Ausnahmen bewiesen, daß die Analyse der „Befruchtung" mit der Ermittlung der „Besamung" als einer auslösenden Ursache nicht auf ihre, für uns ermittelbare „letzte" Ursache zurückgeführt war.

In Parenthese mag auch darauf hingewiesen werden, daß ja bei manchen Tierarten beide Reifeteilungen des Eies bereits vor (Seeigel [I, 10]), bei manchen bloß die erste vor, die zweite während des Eindringens des Spermatozoons eintreten (Amphioxus, Frosch [I, 11]) oder beide erst nach Eindringen des Spermatozoons abgeschnürt werden (Anneliden, Gasteropoden [I, 12], Nematoden). Obzwar also in den beiden letzteren Fällen das Spermatozoon auch für die Reifeteilung auslösend wirkt, kann doch keine allgemeine Verantwortlichkeit des Spermas für die Reifung des Eies angenommen werden; selbst im letzten Falle gelang es Loeb (1905[6]) beim Ei der Molluske Lottia gigantea durch Zusatz von Natronlauge zu Seewasser die Eireifung ohne Sperma zu erzwingen und daraus parthenogenetische Larven zu erziehen.

Die Brüder Hertwig (1887) beobachteten zuerst, daß die Eier der Seeigel, welche normalerweise nicht parthenogenetisch

sind, bei längerem Liegen sich dennoch zu furchen beginnen, jedoch dann bald absterben. Dies deutete darauf hin, daß die normale „Besamung" eine Beschleunigung sonst auch, jedoch langsamer, vor sich gehender Entwicklungsprozesse hervorruft. Loeb stellte die Hypothese auf, daß neben den vitalen Prozessen, die eine „Entwicklung" des Eies fortwährend herbeizuführen streben, „mortale Prozesse" vor sich gehen und die Befruchtung eine Beschleunigung der vitalen Prozesse herbeiführe, die ihnen das Übergewicht in jenen Fällen, wo Eier sich normalerweise nicht parthenogenetisch fortentwickeln, über die mortalen Prozesse verschafft. Loeb denkt sich sowohl die vitalen, als auch die mortalen Prozesse als chemische Reaktionen, die durch sogenannte „Katalysatoren" eine Beschleunigung erfahren können. Da solche Katalysatoren bei den Lebensprozessen durch gewisse Substanzen („Gifte") gehemmt werden können, versuchte Loeb die gleiche Hemmung auch der mortalen Prozesse durch solche Mittel zu erzielen. Tatsächlich konnte er, im Vereine mit Lewis (1902), den Ablauf der mortalen Prozesse an unbefruchteten Eiern durch Cyankalizusatz derart verlangsamen, daß die Eier von Seeigeln, welche sonst bereits nach 48 Stunden ihre Furchungsfähigkeit verlieren, noch nach 168 Stunden zur Entwicklung z. B. durch Besamung angeregt werden konnten. Weniger wirksam war die Hemmung der Prozesse durch Kälte. Da unreife Eier nicht dem raschen Untergange ausgesetzt sind, so versuchte Loeb (1902[3]), ob eine Beschleunigung der Reifung auch den Tod beschleunige und fand in der Tat, daß Seesterneier durch Sauerstoff und Hydroxylionen zur raschen Reife gebracht werden, aber auch einem frühen Tode anheimfallen.

R. Hertwig (1896) und Morgan (1896[2]) hatten gefunden, daß durch Anwendung gewisser Stoffe die freiwillige Furchung der Seeigeleier begünstigt werden konnte. Es ist jedoch wiederum Loebs Verdienst (1899), durch planmäßige Versuche Mischungen von Seewasser mit gewissen Salzen ermittelt zu haben, in denen Seeigeleier ohne Besamung bis zur Pluteuslarve (d. i. nämlich soweit deren Aufzucht im Aquarium überhaupt zu gelingen pflegt) sich weiter entwickeln.

Die anzuwendenden Stoffe sind für verschiedene Tierarten verschieden; beim Seeigel glaubte Loeb zunächst eine spezifische Wirkung des verwendeten Magnesiums annehmen zu müssen, fand aber bei Fortsetzung der Versuche (1900), daß die gleiche

Wirkung erzielt wird, wenn die Konzentration des Seewassers statt durch den Chlormagnesiumzusatz um den gleichen Betrag durch andere Salze, ja selbst durch Rohrzucker oder Harnstoff erhöht wurde. Wird das Seewasser verdünnt, so tritt keine Befruchtung ein (Morgan). Man hat sich dann früherer Befunde erinnert, in denen andere Mittel zur „Befruchtung“ ohne Besamung geführt hatten; so an die Angabe Tichomiroffs (1886), daß unbesamte Eier des Seidenspinners durch Schwefelsäurespülung oder durch Reiben mit einer Bürste zur Entwicklung gebracht werden; daß Dewitz (1888) an in Sublimat gelegenen Froscheiern, Kulagin (1898) bei Behandlung solcher mit Diphtherieserum furchungsähnliche Erscheinungen beobachtet hatte. Auch durch vorübergehende Temperaturerniedrigung bis nahe an den Gefrierpunkt entwickelten sich die Eier von Seeigeln nach Morgan, von Seesternen nach Greeley und Loeb parthenogenetisch.

Außer bei Echinodermen ist künstliche Befruchtung in letzteren Jahren auch bei Meduse Gonionemus (Loeb 1901), bei den Anneliden Chaetopterus (Loeb 1901, Lillie 1904, 1906), Podarce (Loeb 1901, Treadwell 1902), Amphitrite (Scott 1906), bei Phascolosoma (Loeb 1901), bei der Molluske Mactra (Kostanecki 1904), Thalassema mellita (Lefevre 1905, 1906), dem Cyclostomen Petromyzon, mehreren Fischen (Bataillon 1904), wie Fundulus (Loeb 1901) u. a. m. bis zu einem gewissen, mit der Höhe der Tiergattung in der Regel abnehmendem Grade der Weiterentwicklung gelungen. Nicht jedes Mittel reicht bei verschiedenen Tierarten zur Auslösung der Entwicklung hin.

Alle bisher bekannt gewordenen Auslösungsursachen für künstliche Befruchtung scheinen gemeinsam zu haben, daß sie wasserentziehend auf das Ei wirken, wie bereits Loeb annahm und Spaulding durch eine sorgfältige Sichtung bestätigt fand.

Macht dies es von vornherein wahrscheinlich, daß wenigstens eine von den Wirkungen des eindringenden Spermatozoons ebenfalls eine rein physikalische, nämlich Wasserentzug ist und die Vereinigung des Spermas mit dem Eikerne nicht zur Fortentwicklung des Eies notwendig ist, so lassen sich auch direkte Beweise hierfür anführen. Nach nicht einwandfreien Versuchen von Piéri (1899) und Dubois (1900) gelang es Winkler (1900) mit Preßsaft von Spermatozoen bei Seeigeln Befruchtung zu erzielen, wo also die Vereinigung von Sperma- und Eikern gar nicht geschehen konnte. Da das Spermaextrakt auch nach Er-

hitzung auf 70° wirksam geblieben sein soll (Winkler 1901), so kann es sich dabei nicht um eine spezifische Fermentwirkung gehandelt haben.

Boveri (1889) sah bei einer Partie Seeigeleier, die mit in Kalilauge gewesenem Sperma besamt wurden, die Kerne bei den ersten Furchungen voneinander getrennt bleiben, indem bei den Furchungen der Spermakern stets nur in die eine Zelle überging: „partielle Befruchtung". Ziegler (1897) ließ Seeigeleier während der Besamung in seinem „Durchschnürungskompressorium" gegen Baumwollfäden treiben; an diesen bleiben die Eier hängen und werden durchgeschnürt [I, 13]. Es kann nun vorkommen, daß der Spermakern in die eine, der Eikern in die andere Eihälfte zu liegen kommt. Dann erfolgen trotzdem in jeder Hälfte die bekannten Kernveränderungen, die allerdings nur in der Spermakernhälfte zur Furchung führen, worauf noch später zurückzukommen sein wird.

Auch Stücke unbefruchteter Eier ohne Eikern entwickeln sich nach Zusatz von Samen anscheinend normal, wie Boveri (1896), Delâge (1898, 1899), Morgan (1895[3]) u. a. für Seeigel und andere Tiere nachgewiesen haben („Merogonie" [I, 15]). Werden Eier kurz nach der Besamung, wo dieselben beim Seeigel sehr plastisch sind, so daß sie in lange Fäden auseinander gezogen und durchgerissen werden können, wenn sie vorher durch vorsichtiges Schütteln ihrer Hülle beraubt wurden (Driesch), auf diese Art in kernhaltige und kernlose Tropfen geteilt, so können die letzteren abermals besamt werden (Morgan 1895[5] [I, 16]). Auch bei künstlich befruchteten Seeigeleiern sind analoge Merogonieversuche von Erfolg [I, 17, 18]. Jedenfalls liegt genügendes Beweismaterial vor, um mit Sicherheit annehmen zu können, daß weder die Anwesenheit des Spermakernes (man denke an die „Parthenogenese") noch des Eikernes („Merogonie") oder gar deren Vereinigung („partielle Befruchtung") für die Weiterentwicklung maßgebend sein kann.*)

Zu dieser negativen Erkenntnis gesellen sich aber auch die positiven Befunde über das physikalische Verhalten des Spermatozoons gegenüber dem Ei. Jenes stellt ein konzentrierteres, wasserärmeres Plasma dar. Waldeyer schreibt hierüber in seiner Darstellung der Geschlechtszellen (in Hertwigs Handbuch der

*) Die Notwendigkeit eines Kernes wird später zur Sprache kommen, gelegentlich des „Eibaues" [vgl. I, 14].

Entwicklungslehre, Lfg. 1, p. 92). „Chemisch ist vor allem der große Reichtum an festen Bestandteilen hervorzuheben, den bereits die ersten Bestimmungen von Vauquelin und Kölliker (zitiert nach Kühnes Lehrbuch der physiologischen Chemie, Leipzig 1868) ergeben haben.“

Dringt nun das Spermatozoon in das Ei ein, so sieht man dessen Kern aufquellen, welcher den größten Teil des zugleich mit dem im Mittelstück liegenden „Centrosoma“ einsinkenden „Kopfes“ ausmacht; der eventuell vorhandene Faden bricht ab und bleibt zurück. Es steht dies mit der Annahme des Wasserentzuges aus dem Ei in schönstem Einklange.

Neuerdings beobachtete J. W. Jenkinson (1904) beim Axolotl, daß im Zentrum der Spermasphäre eine wässerige Substanz sich in Vacuolen sammelt, also die hygroskopische Wirkung des Spermas sogar sichtbar sei.

Die hierdurch erzielte Vergrößerung des Kernes vollendet auch äußerlich die vollständige Homologie des Spermakernes und Eikernes bis auf die in der Anordnung und Aktivität der „Centrosomen“ bestehende Verschiedenheit. Während nämlich das auch beim Ei auftretende Centrosom innerhalb des Kernes ruhend zu verharren oder selbst zu fehlen scheint, gehen von dem vom Sperma mitgebrachten, außerhalb des Kernes liegenden Centrosom Strahlungsfiguren aus und letzteres scheint die spätere Furchung zu beherrschen.

Dies geht schon aus den erwähnten Zieglerschen Durchschnürungsversuchen hervor, wo nur die mit dem Spermakern ausgestattete Eihälfte ihre Furchung durchzuführen imstande war.

Doch treten Strahlungen auch in der anderen, der „Eikern“-hälfte dieser Eier, sowie in Eiern aus dem Kompressorium, wo beide Kerne in eine Hälfte zu liegen kamen, in der kernlosen Hälfte auf. Auch in vollständig isolierten kernlosen Stücken unbesamter Eier werden durch die Parthenogenese auslösenden Mittel Attraktionssphären gebildet (Morgan 1896[2]).

Durch Behandlung mit Hyosciamin und Nikotin erhielt Wassilief bis zur Achtteilung gehende Furchung unbesamter Seeigeleier und auch hier waren Strahlungen, „Attraktionssphären“, wirksam, obzwar dieselben keine Centrosomen besaßen; bei Strychnin werden solche später neu gebildet. Bei der Chlormagnesiumparthenogenese der Seeigel werden aus dem Ei Centrosomen sogleich neu gebildet (Wilson 1901[5], Wassilieff), und zwar auch aus Teilstücken;

es kann demnach nicht etwa ein latentes Centrosom übersehen worden sein.

Obzwar also normalerweise die Attraktionssphären von dem Centrosom des Spermatozoons ausgehen, werden wir in diesem nicht die bestimmende Ursache der Erscheinung der Furchung selbst erblicken können. Seine Bedeutung für die Richtung der ersten Furchen wird noch zu würdigen sein.

Eine weitere Erscheinung, die mit dem Eindringen des Spermatozoons oft eintritt, ist die Abhebung einer Eidotterhaut. Bei den ersten Versuchen Loebs über künstliche Parthenogenese der Seeigel unterschied sich die Entwicklung der Larven von den besamten durch das Fehlen dieser Dotterhaut, durch Langsamkeit, durch Schwimmen am Grunde anstatt des Emporsteigens bei normal befruchteten (endlich wahrscheinlich durch die halbe Chromosomenmenge).

Herbst (1893) erhielt an unbesamten Eiern durch Schütteln mit Chloroform, Benzol, Toluol, Kreosot und Nelkenöl Abhebung der Dotterhaut, neuerdings (1904) auch durch Silberspuren. Durch Schütteln der Membran beraubte besamte Eier hoben in Benzolwasser eine zweite Membran ab; auch noch mit der Membran versehene besamte Eier konnten eine zweite Membran abheben.

Loeb (1905[2]) erzielte bis zu 100% parthenogenetische Larven, wenn er außer einer durch Konzentrationserhöhung wirkenden Lösung Äthylazetat verwandte, das Dotterhautablösung veranlaßt (beim Seestern hatte Delâge durch Kohlensäure bereits 100% parthenogenetische Larven erhalten). Nach weiteren Versuchen Loebs (1905[3]) dürfte Äthylacetat durch Bildung einer freien Säure zur Membranabhebung führen, da es frisch nicht wirkt, hingegen Essigsäure sich sogleich als wirksam erweist. Hydrokarbone erzeugen Membranen während des Aufenthaltes der Eier in deren Lösungen, monobasische organische Säuren und Kohlensäure erst nach Übertragung in Seewasser (Loeb 1905[4]). Höhere Fettsäuren, wie Butter-, Valerian-, Kapronsäure sind noch günstiger als Essigsäure.

Zugleich mit der Membranbildung tritt eine größere Geschwindigkeit der Entwicklung ein und die daraus hervorgegangenen Larven beginnen wie besamte oben zu schwimmen.

Die Dotterhaut geht (Herbst 1893) aus der helleren Grenzschicht des Echinodermeneies hervor; ihre Abhebung ist nach Loeb auf eine Sekretion von Flüssigkeit zurückführbar, so daß

wir wieder einen Zusammenhang zwischen Membranbildung und Wasseraustritt aus dem Innern des Eies mit nachfolgender Auslösung der Furchung erkennen.

Das Verhalten der Chromosomen scheint nicht widerspruchslos aufgeklärt zu sein; während Delâge für Echinodermen und Kostanecki (1904) für Mactra die halbe Chromosomenzahl, wie zu erwarten war, bei der parthenogenetischen Entwicklung beschrieben, ist nach Tennent und Hogue (1906) dieselbe ebensogroß wie bei normaler Besamung, nur daß bei letzterer die Chromosomen als „bivalent" anzusehen seien, indem je eine Längshälfte aus dem Sperma- und eine aus dem Eivorkerne stammt. Es ist jedoch auch letztere Interpretation durch Beobachtungen von Stevens (1902), Tennent und Hogue (1906) ins Schwanken gekommen, da sowohl bei Seeigel (Echinus microtuberculatus) als auch beim Seestern (Asterias Forbesii) normalerweise neben der einfachen die doppelte Chromosomenzahl vorkommen kann.

Als Lösung unseres ersten Problems läßt sich also angeben: Die Ursache, welche den Übergang der ruhenden tierischen Eizelle in einen Zustand fortschreitender Entwicklung veranlaßt, ist in einer Beschleunigung der auch im ruhenden Ei vor sich gehenden vitalen Prozesse zu suchen, die bei der Befruchtung (sei es künstliche Parthenogenese oder Besamung) durch Wasserentzug bewirkt wird.

II. Kapitel.

Eibau (Promorphologie tierischer Eier).

Roux definiert die „Entwicklung" als das „Entstehen wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit".

Wenn wir die Besamung für die Auslösung der Entwicklung nicht notwendig gefunden haben, so können wir auch nicht die Ursachen dieser entstehenden Mannigfaltigkeit in dem Zusammentreffen des Spermatozons mit dem Ei erblicken, und es ergibt sich daher das Problem, wie aus dem scheinbar einfachen Ei eine Mannigfaltigkeit entstehen kann.

Früher glaubte man, es müßten im Ei alle Teile des ausgebildeten Tieres vorhanden sein — Bonnet 1778, nachdem man

bei der Entdeckung der Spermatozoen im Sperma sogar eine kleine zusammengekauerte Gestalt hatte erkennen wollen — Hartsoeker 1694, Dalempatius 1699. Der Präformationstheorie, welche zur Erklärung des Entstehens mehrerer Generationen durch eine „Einschachtelungstheorie“ ergänzt wurde, wurde durch den Nachweis des Entwicklungsmodus der Tiere, wie ihn die Zellen- und Keimblätterlehre lieferte, der Boden entzogen. Es kam die „Epigenesis“ (Wolff 1759) zu Ehren, die annahm, daß jedes folgende Stadium von neuem aus dem Zusammentreffen von Faktoren, die dem vorhergehenden Stadium ihre Anordnung verdanken, entstehen. Ein ursprünglich undifferenziertes Ei sollte dies leisten können.

Hiergegen erhoben sich theoretische Bedenken; His stellte seine Theorie „organbildender Keimbezirke“ auf, die später von Roux als „Mosaiktheorie der Entwicklung“ durch Versuche gestützt wurde. Die von diesem Forscher zuerst angenommene ungleiche Kernteilung, daß nämlich die Furchungszellen durch Erhalt verschiedener Kerne zu verschiedenem Schicksal bestimmt werden, ließ derselbe später fallen und verlegte die Verschiedenheit — wie His — in den Zelleib, „Cytoplasma“. Hingegen suchte Weismann, der eine bis ins kleinste ausgearbeitete „Evolutionstheorie“ gegeben hatte (1893), an der „Kernspezifikation“ festzuhalten, indem er durch Hilfshypothesen („Reservedeterminanten“) die, wie wir sehen werden, mit einer solchen Theorie unvereinbaren Resultate der entwicklungsmechanischen Experimente zu deuten bestrebt war.

Obzwar bereits vor Aufkommen der Eiversuche bekannt war, daß die Eier verschiedener Tiere verschiedene Form besitzen und an einem Ei verschiedene Axen und Substanzen unterscheidbar sind, wurde dem keine besondere Bedeutung zugeschrieben. Die geometrische Form des Eies wurde als eine Spezifizität wie jeder andere Charakter späterer Stadien hingenommen, während die unterscheidbaren Substanzen, die durch Färbung, Dichte u. dgl. vom eigentlichen „Protoplasma“ im Cytoplasma unterscheidbar waren, als „Deutoplasma“ oder „Nahrungsdotter“ zusammengefaßt wurden und großenteils noch jetzt so heißen.

Erst als man durch Isolation einzelner Eipartien zu ermitteln suchte, was aus jedem einzelnen Teile des Eies werden kann (die „prospektive Potenz“ — Driesch), wurde man auf die Möglichkeit deskriptiver Unterscheidung von Eiteilen, aus denen normalerweise etwas Bestimmtes gebildet wird (die „prospektive

Bedeutung“ — Driesch), aufmerksam. Diese „Promorphologie“ der tierischen Eier ist geeignet, die Entstehung der „Mannigfaltigkeit“ bei der Entwicklung zu verbürgen; daher mag dieselbe an Vertretern einiger Tierklassen erläutert werden.

1. Das Ei von Hydra viridis [II, 1], unserem gewöhnlichen Süßwasserpolypen, ist anfangs amöbenartig gelappt, enthält jedoch neben Dotterkörperchen auch Chlorophyllkörner (Kleinenberg), welche symbiotischen Algen angehören und die spätere grüne Färbung hervorrufen. Nach den Versuchen von Hadži (1906) können algenfreie Hydra viridis erhalten werden, wenn die Eier im Dunkeln gebildet und abgeschnürt werden. Die aus diesen schlüpfenden Hydren sind dann natürlich farblos. Durch Zerschneidung halbierte Ovocyten von Hydra stellen die normale Größe wieder her.

2. Das Ei der Meduse Aegineta [II, 2], annähernd kugelförmig, läßt nach Maas (1901) in allen Radien eine gleichförmige Schichtung aus zwei Substanzen erkennen, dem innern Endoplasma und einem äußern Exoplasma (Rindenschicht), das mit einem feinen Netzwerk das Endoplasma durchzieht. Diese Rindenschicht bildet später stets die freie Fläche der Blastomeren. Werden die Eier künstlich deformiert, so wandert die Rindenschicht dennoch stets an die freien Flächen, so daß sie immer von Exoplasma überzogen bleiben.

3. Äußerlich ähnlich ist das Ei der Ctenophore Beroë ovata [II, 3]. Der Kern liegt sehr nahe der Peripherie in der dünnen „Außenschicht“ und bezeichnet die Seite, an der die erste Furche einschneidet. Wie bereits an der Ovocyte jener Pol, dem das Keimbläschen angelagert ist, als animaler Pol bezeichnet wird, so auch hier der, dem der Kern anliegt. Bei der normalen Furchung werden an dem gegenüberliegenden vegetativen Pole nach dem Achtzellenstadium kleinere Blastomeren, sogenannte „Mikromeren“ abgeschnürt, die je eine der bekannten „Wimperrippen“ ausbilden. Wird die vegetative Kuppe am ungefurchten Ei abgeschnitten, so bilden sich trotzdem nach Besamung die acht Rippen (Ziegler 1898, Driesch und Morgan 1895); werden jedoch die Eier durch einen Schnitt parallel oder wenig schief zu der durch die Verbindungslinie des animalen und vegetativen Eipoles gegebenen Eiachse geteilt, so werden entsprechend weniger Mikromeren und Rippen gebildet (Driesch und Morgan 1895); wir haben daher eine in acht Radien verteilte Verschiedenheit anzunehmen, die

später auf dem vegetativsten Punkte zum Vorschein kommt. Wir werden gelegentlich der Versuche mit Isolierung von Blastomeren Bestätigung hierfür finden.

Wird die animale Kuppe abgetrennt, so furcht sich dieselbe zunächst ganz, bildet aber keine Rippen und keinen Magen. Die Bildungssubstanz für diese reicht also in den Radien nicht bis an den animalen Pol heran.

4. Das Ei des Seeigels Strongylocentrotus lividus [II, 4] ist im reifen Zustande durch einen Gürtel orangeroten Pigmentes ausgezeichnet, der vom Äquator des Eies gegen den vegetativen Pol zu, jedoch denselben nicht erreichend, sich erstreckt. (Hatschek, Selenka; Boveri 1901.) Der animale Pol, d. i. der, dem der Kern angenähert liegt, ist durch eine „Mikropyle“ ausgezeichnet. Wird nämlich das Ei in eine Tuschelösung eingebracht, so gewahrt man alsbald, daß die durchsichtige Eimembran an einer Stelle einen röhrenförmigen Kanal freiläßt, in den die Tuschelösung eindringt. Boveri, der Entdecker dieser Erscheinung, führt den Ursprung dieses Kanales auf die Einpflanzungsstelle des Eies im Keimepithel zurück. Sonach ist der vegetative Pol auf den „freien Pol“ der Eimutterzelle (Ovocyte) zurückzuführen.

Die vegetative unpigmentierte Kappe liefert das primäre Mesenchym und also auch das Larvenskelett, die pigmentierte Zone den Darm und seine Derivate, die unpigmentierte animale Hälfte das Ektoderm und seine Differenzierungen, zunächst lange Wimpern.

Werden Eier vor der Befruchtung zerrissen, so bilden sie nach derselben dann verkleinerte Ganzbildungen, wenn die Zerreißung ungefähr senkrecht zum Pigmentringe erfolgte, da jedes Fragment sich zu einer ähnlich geschichteten kleinen Kugel umformt; hingegen ergeben Stücke, die vorwiegend die animale Hälfte enthalten, „Halbgastrulas“ und später fehlen die für die vegetative Hälfte charakteristischen Differenzierungen (Darm usw.); entgegengesetzt verhalten sich vorwiegend vegetative Stücke, bei denen keine langen Wimpern ausgebildet werden (Driesch 1900[2], 1902; Boveri 1901; Garbowski 1905[2]). — Der Pigmentring ist nicht etwa als die organbestimmende Substanz selbst, sondern nur als Merkzeichen anzusehen, da auch völlig pigmentlose Eier derselben Spezies sich normal differenzieren (Boveri, Garbowski, Fischel 1906).

5. Eine deutliche Schichtung in drei Regionen, die dann auf verschiedene Furchungszellen verteilt werden, fand Driesch bei Eiern des auf Crinoideen schmarotzenden Myzostoma [II, 5], das bald zu den Anneliden, bald zu den Arachnoideen gestellt wird. Die Schichtung ist von der Schwerkraft unabhängig. Versuche sind nicht angestellt worden. Beim Ringelwurme Chaetopterus konnte Lillie (1906) durch Zentrifugieren eine Anordnung der verschiedenen Stoffe im Ei ihrer Schwere nach erzwingen.

6. Bei vielen Insekten ist durch langgestreckte Gestalt des Eies eine Eiachse gegeben; an einem Ende ist eine oft komplizierte Mikropyle angebracht; die spätere „Kopfseite“ ist bei den Eiern im Kokone der Gottesanbeterin (Mantis) [II, 6] nach außen gerichtet.

7. Bei den Mollusken, z. B. der Schnecke Ilyanassa [II, 7], bildet den vegetativen Eipol ein sogenannter „Dotterlappen“, der während der ersten Furchungen sich stets ungeteilt abtrennt und bloß mit einer der Furchenzellen vereinigt (Crampton 1906). Von den vier erstgebildeten größeren Blastomeren, „Makromeren“, liefert diejenige, mit welcher sich der „Dotterlappen“ vereinigt hat, die Urmesodermzellen. Wird der Dotterlappen vor der Befruchtung entfernt, so unterbleibt die Bildung der Urmesodermzellen und damit der Mesodermstreifen, obzwar die betreffende Makromere gebildet worden war.

8. Ebenso verhält sich Dentalium [II, 9] (Wilson 1904). Hier ist außerdem von vornherein ein breites olivenbraun bis ziegelrot gefärbtes Pigmentband vorhanden, das am animalen und vegetativen Pole bloß eine kleine weiße Kuppe übrigläßt. Die ventrale Kuppe bildet den Dotterlappen. Wird sie entfernt, so entfällt die Bildung desselben und der von ihm abhängigen Gebilde, nämlich der posttrochalen Region, merkwürdigerweise auch des entgegengesetzt gelegenen Apikalschopfes. „Vegetative“ Hälften oder senkrecht zum Ring geteilte Eier ergeben hingegen verkleinerte Ganzbildungen.

9. Bei den Cephalopoden (z. B. Loligo [II, 9] nach Watasé) sind sämtliche Seiten bereits von vornherein kenntlich, indem die länglichen Eier dorsal etwas zugespitzt, posterior abgeplattet sind. Es erfolgt auch eine streng bilaterale Furchung.

10. Bei der Nemertine Cerebratulus (lacteus [II, 10] — Wilson 1903[1], marginatus — Zeleny 1904) ist vor der Bildung der Richtungskörper am entgegengesetzten (vegetativen) Pol eine

Protuberanz sichtbar, die die ehemalige Einpflanzungstelle des Eies darstellt. Später verschwindet dieselbe, dann ist aber die Eiachse an dem Richtungskörper kenntlich. Fragmente furchen sich, wie immer der Schnitt geführt sein mag, als verkleinertes Ganzes und ergeben entsprechende „Pilidien“larven.

11. Was die Promorphologie oder den Bau der Eier bei den wirbellosen Chordoniern, den Tunikaten und Amphioxus [III, 1] anbelangt, so scheint am unbefruchteten Ei keine andere Plasmastruktur kenntlich zu sein, als eine konzentrische Anlage von drei Stoffen (Cynthia — Conklin 1905[3]; der animale Pol ist durch die Richtungskörper ausgezeichnet. Versuche an unbesamten Eiern sind mir nicht bekannt.*)

12. Bei den Wirbeltiereiern kommen vielfach so starke Dotterhäufungen vor, daß bekanntlich die Furchung das Ei nicht gleichmäßig oder überhaupt nicht ganz in Blastomeren zu zerlegen imstande ist. Jener Teil, der relativ dotterfrei ist, bezeichnet dann den animalen (Kern-)Pol. Bei einigen Fischen, beim Neunauge (Petromyzon fluviatilis — nach Herfort) [III, 2], beim Bitterling (Rhodeus amarus — nach Ziegler) und bei der Sardelle (Engraulis encrasicholus — nach Wenckenbach) sind die Eier länglich und das „Blastoderm“ (die Keimschicht) liegt an einem Pole, dem „Dotter“ entgegengesetzt. Daß wir es bei den Fischeiern wirklich mit Nahrungsdotter, nicht einer für bestimmte Teile determinierenden Substanz (wie etwa bei Ilyanassa) zu tun haben, zeigen Versuche von Morgan (1893) an Fundulus, bei dem durch Anstich der Dotter zu fast zwei Dritteln seiner Menge entfernt werden konnte und doch vollständige Embryonen resultierten.

13. Es ist insbesondere das Ei der Frösche gewesen, an dem zunächst entwicklungsmechanische Versuche ausgeführt wurden (Roux, vgl. 1895).

Die Eier der Frösche (Rana-Arten) werden bekanntlich in Klumpen abgelegt, in denen jedes einzelne Ei durch eine Gallerthülle abgesondert ist. Die im Innern des Klumpens gelegenen Eier befinden sich mehr weniger in Zwangslage, während die peripher gelegenen oder isolierte Eier von Spannungen freier sind. Jedes einzelne Ei läßt eine deutliche Polarität infolge der Anordnung von zwei Substanzen, dem dunkleren, animalen, dotter-

*) Die von Maas in seiner „Experimentellen Entwicklungsgeschichte“ p. 67 angeführten Versuche Drieschs an Ascidien scheinen sich auf besamte Eier zu beziehen.

ärmeren Teile und dem helleren, vegetativen, dotterreicheren Teile, erkennen. Der dunklere Teil reicht an der Oberfläche bis weit über den Äquator, so daß für den helleren Teil, der jedoch im Innern weit verbreitet ist, bloß eine kleine sichtbare Kuppe übrigbleibt. Wird ein soeben besamtes Ei von Rana fusca mit seiner Gallerthülle ins Wasser geworfen, so stellt es sich so ein, daß der dunkle Pol aufwärts, der helle abwärts gerichtet ist, also die den animalen und vegetativen Eipol verbindende „Eiachse" senkrecht steht und von oben gesehen nichts von der hellen Kuppe sichtbar ist [III, 3]. Bei Rana esculenta, unserem gewöhnlichen Wasserfrosche, stellt sich hingegen die Eiachse etwas schief ein, so daß von oben gesehen an einer Seite ein sichelförmiger Teil der weißen Kuppe sichtbar bleibt [III, 4].

Die Annahme, daß es sich um zwei spezifisch verschieden schwere Substanzen handelt und die Einstellung also nach Art der bekannten „Männchen-steh-auf" erfolgt, wobei die weiße Kuppe den Bleiknopf, die dunkle das Hollundermark oder Holzstück repräsentiert, wurde durch Versuche von Roux erwiesen, der fand, daß befruchtete Eier, welche durch Kochen in Wasser getötet und aus der Gallerthülle ausgeschält waren, die gleiche Schrägstellung wie das lebende besamte Ei annahmen, wenn man sie in einer Flüssigkeit von entsprechendem spezifischen Gewichte schwimmen ließ (Wasserglas, Gummilösung). Auch ausgeschnittene Säulchen verhielten sich ebenso, kopierten also dann auch der Form nach die „Männchen-steh-auf". Bei Froscheiern mit Gallerthülle erfolgt die Einstellung durch Drehung innerhalb der Gallerthülle, wenn keine Zwangslage vorhanden ist. Diese Leichtbeweglichkeit wird bei der Besamung durch Austritt von Wasser aus dem Ei (Schultze) oder, da die Ablage der Eier ins Wasser erfolgt, durch ein Aufquellen der Gallerte beim Eintritt in das Wasser erreicht, wodurch sich dieselbe vom Ei etwas abhebt. Hemmt man durch künstliche Mittel die starke Quellung, so wird das Ei in eine „Zwangslage" versetzt, es kann sich nicht frei innerhalb der Gallerte drehen, weil seine äußerste Schicht adhäriert. Pflüger, der diese Versuche zuerst angestellt hatte, glaubte nun, da trotzdem das Ei die animalen und vegetativen Organe an den normalen Stellen, auf die Lage zum Erdmittelpunkte bezogen, bildete, daß die Anordnung der Substanzen nicht für das fernere Schicksal maßgebend sei, sondern die Schwerkraft die Organisation beherrsche. Roux und O. Hertwig wandten dagegen

ein, daß eine Einstellung der Substanzen im Innern vielleicht doch stattfinde, und Born (1894) konnte an Schnitten direkt nachweisen, daß tatsächlich bloß die äußerste Schicht an der Gallerte kleben bleibe, während im Innern ein Absinken der weißen, ein Aufsteigen der dunkleren Substanz stattfinde, wodurch die Eiachse auch bei solchen „Zwangslageeiern“ eine der normalen gleiche Aufrichtung erfahre [III, 5].

Dauert die Zwangslage mit einer von der normalen um 70 Grad abweichenden Achsenstellung sehr lange, so wird auch äußerlich eine Verdunkelung der aufwärts gerichteten weißen Dotterrinde bemerkt, es entsteht das sogenannte „graue Feld Borns“.

Trotz der Versuche von Roux ist von Pflüger (1883, 1884), Schultze (1894), Keibel (1902), Moszkowski (1902) immer wieder die Notwendigkeit der Schwerkraft für die normale Entwicklung des Froscheies — unabhängig von einer promorphologischen Eistruktur — behauptet worden. Daß aber dennoch die Eistruktur, wozu als richtungsbestimmender Faktor, wie wir später sehen werden, die Besamung tritt, maßgebenden Einfluß ausübt, ist von Roux (1905), ferner Morgan (1904) und Kathariner (1901, 1902) durch Ausschaltung der Schwerkraftswirkung erwiesen worden.

Roux ließ Froscheier in einem Apparate in einer vertikalen Ebene rotieren, und zwar so langsam, daß ein merklicher Einfluß der Zentrifugalkraft nicht zu merken war. Verpackung in nasse Watte hinderte die Eier, ihre Lage zur horizontalen Achse zu verändern. Obzwar nun unter diesen Umständen die hellen Pole nach den verschiedensten Richtungen gewendet verharren konnten, was den Ausschluß der Schwerkraft oder einer Zentrifugalkraft bezeugte, entwickelten sich die Eier vollkommen normal. In einem zweiten Versuche ließ Roux Eier in einem Reagensglase frei durcheinanderkugeln; auch diese „Überschlagseier“ entwickelten sich normal, obwohl ihre Lage zum Erdmittelpunkt fast in jedem Augenblicke geändert wurde.

O. Hertwig (1897) zentrifugierte Froscheier: es hatte dies eine vollständige Sonderung der Eier in ein bloß Dotter und ein die „Keimscheibe“ enthaltendes Segment zur Folge [III, 7]. Ersteres furchte sich gar nicht, während letzteres normale oder mißgebildete Embryonen erzeugte. Es war so das Bild einer partiellen Furchung nachgeahmt, wie sie bei sehr dotterreichen Eiern, z. B. der Vögel normal ist.

Während die eine Eiachse bei den Froscheiern mit großer Bestimmtheit hervortritt, ist eine weitere Vorbestimmung in den „Meridianen“ nicht bekannt. Sie besitzen demnach, ähnlich dem Seeigelei nach Boveris Angaben, eine „Rotationsstruktur“ [III 6], wie sich Roux ausdrückt. Alle von einem (zur Eiachse senkrechten) Parallelkreise zum Eimittelpunkte gezogenen Radien sind (völlig — Rana fusca, oder fast — Rana esculenta) gleichwertig, passieren jedoch von der Rinde gegen den Mittelpunkt hin stets mehr flüssige Dotterschichten.

Entnahmeversuche am unbesamten Froschei sind nicht ausgeführt, vielleicht wegen der ungünstigen Konsistenz der Eier, die bei Verletzung leicht kollabieren und zugrunde gehen.

14. Beim Hühnerei liegen solche Versuche schon wegen der inneren Befruchtung nicht vor. Bezüglich der Orientierung des Keimes zur Schwerkraft verhält es sich analog dem Froschei [III, 8]. Der Keim, welcher an einer Längsseite des Eies dem rundlichen Dotter (Eigelb) aufliegt, wird stets nach oben gedreht. Die Drehung erfolgt innerhalb der Eihüllen (Kalkschale und Schalenhaut), in welchen das Ei mittels der Hagelschnüre (Chalazen), die in der Längsachse des Eies inserieren, im leichtflüssigen Eiweiß suspendiert gehalten wird. An dem einen Pole der geometrischen Längsachse befindet sich eine Luftkammer.

Da Hühner auch ohne Besamung Eier ablegen, die in der Verteilung der Substanzen keine auffallenden Unterschiede zeigen (ohne jedoch parthenogenetisch sich weiterentwickeln zu können, wie Barfurth und Lau (1895) nachwiesen), so bezeichnet die Schwerkraftseinstellung auch für unbefruchtete Eier eine Eiachse, an deren beiden Polen eben spezifisch verschieden schwere Massen angehäuft sind.

Fassen wir die aus der Promorphologie der Eier erhaltenen Aufschlüsse zusammen, so gelangen wir zu der Antwort auf die Frage nach der Möglichkeit einer Entstehung von Mannigfaltigkeit aus den Eiern der Tiere: Bereits vor der Befruchtung ist in den Eiern ein Bau aus verschiedenen Substanzen vorhanden, der die Entstehung einer Mannigfaltigkeit garantiert.

III. Kapitel.

Richtung der ersten Furche.

Unser nächstes Problem ist die Bestimmung der Richtung der ersten Furche, welches Problem zuerst von Roux (1883), gleichzeitig in ähnlicher Weise von Pflüger aufgestellt wurde.

Roux' Betrachtungen und Versuche beziehen sich zunächst auf das Froschei und es mag daher dieses zuerst nach der neueren Darstellung genannten Autors betrachtet werden. Das Froschei (Rana fusca!) wird durch die erste Furche in zwei gleichgroße Teile zerlegt; es entspricht dies dem ersten, vom Botaniker Sachs formulierten Zellteilungsprinzipe, daß nämlich die Zellen in zwei gleiche Teile sich zu teilen streben; während wir also die Mechanik der mitotischen Zellteilung im übrigen noch zu besprechen haben werden, brauchen wir für den Spezialfall der „Gleichteilung“ kein anderes dieselbe bestimmendes Moment als die annähernde Symmetrie des geteilten Gebildes zur Teilungsebene.

Für das Froschei trifft dies, wie wir gesehen haben, zu, wenn die erste Furche in einem beliebigen Meridiane zu liegen käme, also durch animalen und vegetativen Pol geht und als Durchmesser die Eiachse enthält. Tatsächlich sehen wir die erste Furche normalerweise vom animalen Pole her (dies, weil hier der Kern mit seiner Teilung zuvorgegangen) einschneiden und meridional verlaufend den vegetativen Pol erreichen.

Ist so bereits durch den promorphologischen Bau des Eies gegeben, daß der Äquator nicht für die erste Furche in Betracht kommt, so besteht doch infolge der im vorigen Kapitel erläuterten Rotationsstruktur [III, 6] der Eier noch die Auswahl zwischen allen Meridianen, da dieselben am unbefruchteten Ei stofflich gleichwertig erscheinen.

Wenn durch die Befruchtung eine Änderung dieses Verhältnisses eintreten soll, so lag es nahe, das eindringende Spermatozoon für die Determinierung, welcher Meridian zur ersten Furche ausgewählt werden soll, verantwortlich zu machen.

Roux nennt die „Eintrittsstelle des Samenkörpers in den Dotter“ Befruchtungsstelle und die Seite des Eies, an der der Samenkörper eingedrungen ist, Befruchtungsseite des Eies. Der

durch die Eintrittsstelle gekennzeichnete Meridian wurde „Befruchtungsmeridian“ genannt.

Die Befruchtungsstelle bleibt durch eine stärkere Pigmentierung sichtbar. An der der Befruchtungsseite entgegengesetzten Seite erfolgte eine Aufhellung der dunklen Eirinde, so daß auch bei Rana fusca, von oben gesehen, eine helle, sichelförmige Partie sichtbar wird; es ist dies das „graue Feld Roux'“ [III, 11], das mit dem im vorigen Kapitel erwähnten „grauen Felde Borns“ nicht zu verwechseln ist, da es entgegengesetzte Entstehungsstelle und Entstehungsweise besitzt.

Normalerweise begegnen sich nun nach Roux Samen- und Eikern in der Ebene des Befruchtungsmeridianes, die also in diesem Falle zugleich als „Befruchtungsebene“ bezeichnet werden kann [III, 9].

Die erste Furche fiel bei 75% der Fälle in, sonst nahe an den Befruchtungsmeridian [III, 9, 10], wenn die Eier ohne weitere Kautelen mit Samen zusammengebracht wurden.

Ein noch viel präziseres Ergebnis erhielt jedoch Roux durch willkürliche Bestimmung der Befruchtungsstelle.

Es wurde der Same durch einen Seidenfaden an eine beliebig gewählte Stelle von Eiern hinaufgeführt, so daß er nur längs eines durch Einschnitt in die Gallerthülle leichter zugänglich gemachten Meridianes eindringen konnte.

Stets fiel dann die erste Furche mit dem Befruchtungsmeridiane, der durch den Schnitt gegeben war, zusammen.

Durch die Befruchtungsebene oder erste Furche wird Roux' „graues Feld“ halbiert. Roux hält die Entpigmentierung desselben für einen Umordnungsprozeß. Jedenfalls sehen wir durch den künstlich bestimmbaren Befruchtungsmeridian eine Neuordnung in den Stoffen des Eies auftreten, die einer neuen Symmetrie entspricht. Die künstliche Wählbarkeit beweist aufs neue, daß wirklich vor der Besamung eine „Rotationsstruktur“ bestand.

Übrigens möge bei dieser Gelegenheit erwähnt werden, daß die polare Struktur der Froscheier vor Vereinigung des Spermatozoons mit dem Eie eine Verstärkung bei Annäherung des Samens erfährt, indem sich der spezifisch leichtere Bildungsdotter noch mehr unter der braunen Rinde ansammelt, als dies schon vorher der Fall war. Roux nimmt eine dem Spermakopfe vorangehende Diffusion von Stoffen in das Ei an, die eine Veränderung der Eikonsistenz bedingen. Während besamte in toto schwimmende

Eier sich nach wenigen Sekunden samt ihrer Gallerthülle mit dem hellen Pole nach abwärts drehen, brauchen dazu am freien Schwimmen durch Festkleben der Gallerthülle gehinderte unbesamte Eier mehrere Stunden, besamte nur eine halbe Stunde, was eben der schärferen Sonderung der spezifisch verschieden schweren Substanzen zuzuschreiben sei.

Um bei den Versuchen bestimmte Punkte fixieren zu können, bediente sich Roux kleiner Haarstückchen, die in die Gallerthülle eingesteckt wurden.

Roux hat später unter Heranziehung der neueren deskriptiven Befunde anderer Forscher an vielen Tiereiern den am Froschei gewonnenen Satz für das typische Auftreten der ersten Furche verallgemeinert:

„In runden Eiern mit ganz indifferenter (sogenannter vielachsiger) Struktur oder mit einachsiger Rotationsstruktur des Dotters (gleich Zelleibes des Eies) wirkt der Dotter, besonders der Bildungsdotter (das Protoplasma), derartig führend auf den eindringenden Samenkörper, daß der Samenkörper in der Ebene eines durch die Eintrittsstelle gehenden Meridianes (= größten Kreises), letzteren Falles in der Ebene des durch die Eintrittsstelle und die Eiachse gehenden Meridianes verläuft. Die erste Teilung des Dotters erfolgt danach sowohl in der Kopulationsrichtung des Furchungskernes wie in der Richtung der Kopulationsbahn der Geschlechtskerne im Dotter und im Befruchtungsmeridian, da alle drei in derselben Ebene liegen.“

„In nicht runden Eiern sowie in runden Eiern, welche vor der Befruchtung eine von der Rotationsstruktur wesentlich abweichende Anordnung der Dotterarten haben und sie während der Befruchtung behalten oder in welchen eine solche Abweichung durch eine äußere Einwirkung (Pressung, Schwerkraftwirkung bei Zwangslage) hervorgebracht wird, wirkt der Dotter je nach der Lage der Eintrittsstelle des Samenkörpers zur Dotterstruktur mehr oder weniger aus dem Befruchtungsmeridian ablenkend auf den Samenkörper sowie eventuell auch noch drehend auf die bereits kopulierenden Geschlechtskerne und auf den Furchungskern. Dadurch wird letzterer mit seiner Kopulations- und Teilungsrichtung in die nächstliegende der zur Teilung des Dotters mechanisch geeignetesten Richtungen eingestellt.“

Der Nachweis der Wegablenkung des Samenkernes bei der

Befruchtung ist infolge der Pigmentstraße, die der Spermakopf hinter sich herzieht, in deutlicher Weise zu erbringen.

Jene fällt bei normalen typischen Eiern ihrer ganzen Länge nach in die Ebene der ersten Furche.

In Ausnahmsfällen jedoch (wenn eben eine Zwangslage besteht) biegt die Pigmentstraße von der anfänglich radiär in einer Meridianebene gelegenen „Penetrationsbahn" ab und eilt auf den (verschobenen) Eikern zu [III, 10]. Dann bestimmt das letzte Bahnstück, die „Kopulationsbahn", den Meridian, in welchem die erste Furche auftritt. Nach der Besamung führt auch der Eikern eine Bewegung gegen den Spermakern aus, und zwar nach Wilson beim Seeigel (Toxopneustes = Strongylocentrotus), auf etwas gekrümmtem Wege der „Kopulationsbahn" folgend.

Die Kerne platten sich, nachdem sie sich erreicht haben, aneinander ab, welche Abplattung als Kopulationsfläche bezeichnet wird (O. Hertwig). An der Peripherie der Kopulationsfläche treten die Pole der Kernspindel auf, deren Achse also in die Kopulationsfläche zu liegen kommt. Rechtwinklig zur Kernspindel findet dann die Teilung der Kernmasse und ihr folgend diejenige des Cytoplasmas (Zelleibes) statt, ein von O. Hertwig für mitotische Zellteilungen im allgemeinen aufgestellter Satz. Dieser Satz liefert als besonderen Fall die Erklärung der Rouxschen Bestimmungsregel durch die Lage der Kopulutionsbahn, wenn die kopulierten Kerne keine Drehung erfahren haben.

Dies ist bei typisch-normaler Furchung von runden („Rotations-")Eiern der Fall; bei Toxopneustes beobachtete übrigens Wilson (1901), daß die vereinigten Kerne eine fast zentrale Stellung einnehmen, was wieder einer allgemeinen von O. Hertwig formulierten Regel entspricht:

„Der Kern strebt seine Stellung in dem Mittelpunkte seiner Machtsphäre, d. i. des umgebenden Protoplasmazelleibes einzunehmen."

Bei dem langgestreckten Eie von Ascaris nigrovenosa findet hingegen eine Drehung der kopulierten Kerne in der Weise statt, daß die ursprünglich in einer kürzesten Eiachse liegende Kernspindelachse sich in die längste Eiachse einstellt, also um 90° dreht. Hier erfolgt also (O. Hertwig) die zu ihr senkrechte erste Furche als Äquatorialfurche.

O. Hertwig hat allgemein den Satz aufgestellt, daß die Kernspindelachse in der längsten Achse des Protoplasmaleibes zu

liegen strebt, so daß die Teilung senkrecht zu derselben die Zelle in annähernd sphärische Teile, d. h. Zellen ohne stark bevorzugte Achsen, zerlegen muß. Pressungs- und Streckungsversuche, in denen einem einachsigen Ei (Frosch oder Seeigel) eine neue geometrische Längsachse aufgezwungen wurde, haben zunächst gezeigt, daß die erste Furche eine senkrechte Lage zu pressenden, vertikalen Glasplatten (Roux, Born 1894 [III, 12—14]) einnimmt, die Kernspindel also senkrecht zur Eistrukturachse stehen geblieben ist, aber eventuell aus dem Befruchtungsmeridian sich in jenen Meridian gedreht haben muß, der im Äquator eine kürzeste geometrische Achse aufgezwungen erhielt.

Roux aspirierte hingegen Froscheier in Glasröhren von kleinerem als Eidurchmesser und fand, daß bei bedeutender Streckung der Strukturachse die erste Furche nunmehr senkrecht zu derselben und den Glaswänden ausfiel, die Kernspindel also sich in die Strukturachse als nunmehrige längste Achse gedreht hatte [III, 15].

Bei Anwendung weiterer Röhrchen konnte eine linsenförmige Deformation der längs der Glaswände adhärierenden Eier eintreten; hier erfolgte die erste Furche bald parallel, bald, jedoch seltener, senkrecht zur Glaswand [III, 16].

Es sind (nach Roux) zwei Gleichgewichtslagen, nämlich die größte oder aber die kleinste (letztere vielleicht eine labile?) geometrische Eiachse für die Einstellung der Kernspindel gegeben [III, 17].

Boveri (1901) fand bei Streckungs- und Pressungsversuchen an Seeigeleiern ebenfalls eine Konkurrenz zwischen der Struktur- und der aufgezwungenen geometrischen Achse, die hier meist zu einer resultierenden Schiefstellung der Kernspindel (und somit auch der zu dieser senkrechten ersten Furche) führen konnte.

Gegenüber den von einzelnen Seiten (Michaelis, O. Hertwig) vorgebrachten Einwänden, daß eine so starke Veränderlichkeit im Auftreten der ersten Furche mit Roux' Idee der Bilateralitätsbestimmung durch den Besamungsmeridian unvereinbar sei, ist durch neuere Versuche von Brachet (1906) am Frosche der Nachweis erbracht worden, daß die Bilateralität tatsächlich erst nach der Besamung auftritt. Brachet erhielt Ausgleich aller Defekte am Froschei bis 45 Minuten nach der Besamung, später war die völlige Bilateralität hergestellt, welche, ohne Rücksicht auf den beson-

deren Verlauf der Furchen, zur endgültigen Bilateralsymmetrie des Embryo wurde.

Nach den Untersuchungen von Conklin (1905[3]) am Ei der Tunikate Cynthia partita verändert sich die konzentrische Anordnung der drei Schichten des unbefruchteten Eies mit der Reifung und der Besamung. Die oberflächliche gelbe Substanz fließt dem vegetativen Pole (Kappe) zu, darüber ordnet sich die aus dem Keimbläschen entweichende durchsichtige Flüssigkeit, wodurch eine polarradiale Anordnung erreicht ist. Der Spermakern, mitten in der gelben Kuppe gelegen, zieht die gelben und durchsichtigen Stoffe aus dem vegetativen Pole, indem der gelbe in Form eines Halbmondes mit dem Zentrum am hinteren Pole liegen bleibt, die durchsichtige Substanz darüber sich anordnet. So bestimmt die Lage des Spermakernes eine bilaterale Symmetrie, in deren Symmetrieebene die erste Furche erscheint. Am Ende der Furchung nimmt die klare Substanz die animale (ventrale) Hälfte des Eies ein, die ursprüngliche mittlere graue Schichte die Mitte des vegetativen (dorsalen) Poles, während um den hinteren Rand der dorsalen Hemisphäre der gelbe Mond und um den vorderen Rand der lichtgraue Mond liegt. Diese definitive Lokalisation läßt aus der klaren Substanz das Ektoderm, aus dem gelben Mond Muskeln und Mesenchym, aus dem grauen Mond Chorda und Neuralplatte, aus der grauen Substanz Entoderm hervorgehen. Lillie beschrieb eine ähnliche Veränderung der Eistruktur bei dem Ringelwurme Chaetopterus.

Wir gelangen also zu dem Resultate, daß die Richtung der ersten Furche durch eine senkrechte Ebene auf die Achse der ersten Kernteilungspindel gegeben ist und die Stellung der letzteren durch eine Resultierende aus Eistruktur, geometrischer Form und Befruchtungsmeridian sich ergibt, die in den in verschiedenen Eiern spezifisch realisierten Fällen durch Einsetzen eben der besonderen spezifischen Werte sich ableiten läßt.

IV. Kapitel.

Mitotische Zellteilung.

a) Kernwanderung.

Ehe das Schicksal der beiden durch die erste Furche gesonderten Blastomeren weiter verfolgt wird, möge eine Besprechung der Zellteilungsmechanik im allgemeinen vorausgeschickt werden. Wir haben von der richtunggebenden „Kernteilungsspindel" gehört und es frägt sich daher, welche Kräfte das Auftreten einer solchen Spindel veranlassen und in welcher Beziehung dieselbe zur Teilung des Kernes und des Zelleibes steht.

Zunächst müssen wir eine genauere deskriptive Darstellung der mitotischen Kern- und Zellteilung geben, wie sie uns die neueren cytologischen Untersuchungen kennen gelehrt haben [IV, 1—10].

Danach besitzt die ruhende Zelle neben dem Zelleib und Zellkerne noch ein wichtiges Organ, das Centrosoma. Dasselbe besteht aus einem stark färbbaren Korne (seltener mehreren), das von einer nicht deutlich begrenzten Sphäre umgeben ist.

Bereitet sich die Zelle zur Teilung vor, so verschwindet die scharfe Begrenzung des Kernes und die färbbare Kernmasse, die sogenannten Chromosomen, treten hervor.

Das Centrosoma teilt sich und die Teile rücken unter Bildung von Strahlungsfiguren an entgegengesetzte Seiten der Chromosomenmasse, die aus einem wirren Knäuel (Spirem) zur Anordnung in einer Ebene (Äquatorialplatte) gelangt.

Sind die Centrosomen in die einander opponierte Stellung gelangt, so verbindet sie die sogenannte Kernspindel, achromatische Strahlen, die von jedem Centrosoma zu den einzelnen Chromosomen, die sich aus dem queren Zerfalle des Spiremfadens gebildet haben, verlaufen. Nunmehr spalten sich die Chromosomen der Länge nach und rücken gegen die Centrosomen auseinander. Der Zerreissung der Kernmasse folgt normalerweise eine entsprechende Ein- und Abschnürung des Zelleibes.

Die Kernmassen jeder neuen Zelle rücken wieder gegen deren Mitte zu (O. Hertwigs Regel) und verwandeln sich unter Schwund der Strahlungen und der Sichtbarkeit der Chromosomen in ruhende Kerne mit scharfer Begrenzung um.

Die nächste Kern- und Zellverteilung wird dann wieder von der Teilung des Centrosomas eingeleitet, dessen Teile abermals eine opponierte Lage einzunehmen streben.

Zur Straßen hat, ausgehend von dem Studium der Entwicklung des Eies von Ascaris, dem Pferdespulwurme, darauf aufmerksam gemacht, daß das Centrosoma der freien Zellfläche anliegt. Bei Ascaris liegen die Verhältnisse günstig zur Beobachtung, weil die das Centrosoma umgebende „Sphäre“ auch in der ruhenden Zelle sichtbar bleibt.

Teilt sich eine Zelle, so können offenbar zwei Fälle eintreten: entweder die Teilung erfolgt so, daß die neuen Centrosomen in den neuen Zellen bereits diese für sie typische Stellung besitzen, oder aber, daß sie einer Kontaktfläche angenähert erscheinen. In diesem Falle findet nun nach Zur Straßen eine Wanderung des Centrosomas statt, bis es wieder an die freie Fläche, und zwar an den Pol der durch die Kontaktflächen gegebenen Symmetrieachse („Formachse“) gelangt [IV, 11]. Bilden also die Symmetrieachsen zweier benachbarter Zellen, die eben aus der Teilung einer Zelle hervorgegangen sind, den Winkel α, so muß jedes Centrosoma, um in seine Ruhestellung zu gelangen, sich über einen Bogen von $R - \frac{\alpha}{2}$ bewegen [IV, 12].

Das heißt, der Winkelwert der Bewegung nimmt zu, wenn die Divergenz der Formachsen abnimmt. Unter solchen Umständen beträgt der zu durchlaufende Bogen im geschlossenen Epithel, dessen Formachsen kaum mehr divergieren, nahezu 90° [IV, 14], im vierzelligen Stadium etwa 45° [IV, 13], im zweizelligen Stadium, wo $\alpha = 2R$, mithin $R - \frac{\alpha}{2} = R - \frac{2R}{2} = 0$, tritt gar keine Verschiebung ein [IV, 11].

Die Rolle, welche das Centrosoma bei der Teilung der Zellen spielt, war die Veranlassung, dasselbe als „dynamisches Zentrum“ der Zelle zu bezeichnen (Boveri). Man brachte hiermit auch in Zusammenhang, daß bei Ascaris um das Centrosoma, welches vom Sperma in die Eizelle eingeführt wird, die Strahlungsfiguren gebildet werden, während ein Centrosoma der reifen Eizelle zu fehlen scheint, jedenfalls für die Teilungsvorgänge nicht in Betracht kommt. Ähnlich verhält es sich beim Seeigel, wo das Centrosoma der Eizelle im Kerne inaktiv ruht, während von

dem im Mittelstücke des Spermatozoons eingeführten Centrosoma die Strahlungen ausgehen.

Es sollte ein Überschuß von Bewegungsenergie, an das Spermatozoen-Centrosoma gebunden, für die Auslösung der Entwicklung, die zunächst in der Furchung sich ausspricht, verantwortlich sein. Dem würden Beobachtungen von Van Beneden und Wheeler an Eiern von Myzostoma widersprechen, wo gerade das Eicentrosom die Strahlungen deutlich erkennen läßt und die Teilungen durchführen soll.

Nach Kostanecki ist dies zwar nicht sicher; hier wie auch bei der Schnecke Physa werden von beiden Centrosomen Strahlungen gebildet; später degeneriert jedoch die Eiattraktionssphäre, so daß doch das Spermamittelstück den späteren Ausgangspunkt der Teilungsfiguren abgäbe. Das Centrosoma würde also normalerweise bei den Furchungs- und später auch den Körper- und Geschlechtszellen aus dem Spermatozoon stammen.

Daß jedoch ein vorgebildetes Centrosoma für die Entwicklungsvorgänge und mitotischen Teilungen entbehrlich ist, beweisen die bereits besprochenen künstlichen Parthenogenesen, bei denen kein Sperma-Centrosoma eingeführt wird und Eicentrosomen erst nach den ersten Teilungen in typischer Weise auftreten, also neu gebildet werden.

Daß es sich um eine wirkliche Neubildung handelt, beweisen Versuche von Morgan (1896, 1899, 1900), der unbesamte Eier von Seeigeln (Arbacia) und anderen Tieren (Asterias, Sipunculus, Cerebratulus) in schwache Kochsalz- oder Magnesiumchloridlösungen brachte, wo er dann mehrere Strahlungen an einem Ei auftreten sah. Diese Strahlungen wiesen in ihren Zentren von den normalen ununterscheidbare, tief färbbare Centrosomen auf und je zwei davon begannen Kernspindeln auszubilden und die Kernmasse zu verteilen.

Durch direktes Zerschneiden kernloser Fragmente der Eier von Cerebratulus lacteus erhielt Yatsu (1905) bei Einwirkung von Kalziumchlorid Asteren, Centrosomen und Centriolen, jedoch nur, wenn das Kernbläschen bereits geschwunden ist, also die Kernsubstanz sich zu zerstreuen begonnen hatte.

Mehrfache Mitosen können auch durch Eindringen mehrerer Samen in ein Ei, sogenannte Polyspermie, entstehen. Normalerweise hindert nämlich die vom Ei auf das Eindringen des ersten Spermatozoons hin abgeschiedene Eimembran alle weiteren am

Eindringen. Unreife Eier oder durch Behandlung mit verschiedenen Reagentien geschwächte (Nikotin u. a., O. und R. Hertwig 1887) sowie durch Zusatz von Samen einer anderen Art „bastardierte" lassen jedoch das Eindringen mehrerer Spermatozoen zu, ohne daß eine Eihaut abgehoben worden wäre.

Um jedes Spermacentrosom entstehen nun Strahlungen, indem stets zwei naheliegende miteinander eine Strahlungsfigur ausbilden. Werden befruchtete Eier in Salzlösungen gebracht (Morgan 1899), so erfolgt eine Verlangsamung der Kern- und Protoplasmateilung. Artifizielle Astrosphären sind auch in diesen Eiern vorhanden und partizipieren an einer unregelmäßigen Verteilung der Chromosomen.

In allen Fällen hängt die Dotterteilung von der Lage der neugebildeten Kerne ab, erfolgt aber sonst ohne jede Beziehung zur Zahl und Lage der Astrosphären.

Auch aus Beobachtungen von Boveri und Ziegler geht die Notwendigkeit des Kernes für die Dotterteilung und die Ohnmacht der Attraktionssphären bei Abwesenheit des Kernes hervor; Boveri beobachtete, daß kernlose Bruchstücke der Eier von Echinus microtuberculatus, mit Sperma von Strongylocentrotus lividus besamt (also bastardiert), sich in der Art teilten, daß die gesamte Kernsubstanz in die eine Teilzelle zu liegen kam, die sich dann in regelmäßiger Weise furchte, während in der andern zwar fortgesetzte Teilungen der Centrosomen und Attraktionssphären, aber keine Zellteilungen stattfanden. Ziegler (1897) sah ähnliches bei einem nicht bastardierten Ei von Echinus microtuberculatus, doch fanden in der chromosomenlosen Eipartie Andeutungen von Einschnürungen und später unregelmäßige Furchungen mit geringerer Energie statt. Die Wichtigkeit des Kernes für die regelmäßige Durchschnürung der Zellen durch Astrosphären heben auch N. M. Stevens (1902) und Teichmann (1903) hervor. Auf die Teilung der Kerne braucht jedoch die volle Zellteilung nicht zu folgen. E. B. Wilson (1901[2]) fand, daß Seeigeleier (Toxopneustes variegatus) nach Einwirkung von Äther nur unvollkommene Astrosphären ausbildeten. Die Kernteilung fand regelmäßig statt, jedoch der Zelleib blieb ungeteilt, so daß sogenannte „Syncytien" mit bis zu 64 Kernen entstanden. Bei Erhöhung der Konzentration von Seewasser kann ähnliches auch erreicht werden (Loeb 1892, 1895[2]) und durch Rückversetzung in

normale Konzentration eventuell Zellteilung noch nachträglich eintreten (Morgan 1894[1], Loeb 1895[2]).

Bei besamten oder unbesamten Eiern des Ringelwurmes Chaetopterus pergamentaceus, die gewissen Mischungen von Seewasser mit Kaliumchlorid ausgesetzt wurden, beobachtete Lillie (1902, 1906) das Auftreten „scheinbarer“ Zellteilungen, die entweder ohne Kernteilung oder mit einfacher, amitotischer Kerndurchschnürung verliefen und wobei keine Centrosomen tätig waren. Dieselben gingen wieder zurück, aber es soll trotzdem eine gewisse Differenzierung des Plasmas stattgefunden haben, indem der Dotter sich in einer dichteren Masse in das Innere zurückzog, das periphere Protoplasma vakuolisiert wurde und sich mit Cilien umgab. Diese ohne Furchung erfolgte Differenzierung zeigt eine vollständige Analogie zu dem dotterreichen Entoderm und dem bewimperten Ektoderm der Trochophoralarve.

Aus allen diesen Beobachtungen und Versuchen dürfte folgender Schluß zu ziehen sein:

Die normale Verknüpfung von Centrosomenteilung, Astrosphärenbildung, Kernspaltung und Dotter-(Zelleibs-)Teilung, vielleicht auch der fortschreitenden Differenzierung der Furchungszellen sind nicht in der Weise zu denken, daß jeweils das voraufgehende Glied dieser Kette die zwingende Ursache für das nächstfolgende abgibt, sondern daß dieselben eher durch eine gemeinsame Ursache nacheinander hervorgerufen werden und dann die typische Entwicklung gemeinsam besorgen.

V. Kapitel.

Mitotische Zellteilung.

b) Plasmastrahlung.

Aus dem unabhängigen Vorkommen der einzelnen Vorgänge, die zusammen die normale mitotische Kern- und Zellteilung zuwege bringen, nämlich eines teilungsfähigen Centrosomes, von Strahlungsfiguren (Astrosphären), Kernspindeln, spaltbaren Chromosomen und Zelleibsdurchschnürungen, haben wir auf eine weiter

zurückliegende gemeinsame Ursache für das Auftreten dieser geschlossen. Früher erblickte man eine solche allgemein in einer präexistierenden Struktur der Zelle; man dachte sich auch in der ruhenden Zelle ein Fasergerüst vorhanden, dessen einzelne Fasern einerseits am Centrosom, anderseits an der Zellperipherie (Cytastrosphären) oder an den Kernchromosomen (Zentralspindeln) inserierend, durch eine vom Centrosom ausgehende Kraft zusammengezogen würden und auf mechanische Art die Zerreißung der Chromosomen und des Zelleibes durchführen sollten. Heidenhain [V, 1] konstruierte Modelle, die auf Grund einer solchen Theorie eine Zellteilung veranschaulichen.

Auf einer kreisförmigen Scheibe (Zellperipherie) sind in gleichen Intervallen längs der Peripherie elastische Gummibänder angebracht (die „Strahlen"). Die Bänder, welche von jeder Hälfte der Kreisperipherie ausgehen, sind mit ihrem andern Ende an einen Ring befestigt, so daß zwei solche Ringe ungefähr in die Mitte des Kreises zu liegen kommen. Sie sind zunächst aneinandergebunden. Dies soll das Asterstadium wiedergeben, wie gerade das Centrosoma in zwei Teile geteilt ist (zwei Ringe). Zerschneidet man deren Verbindung, so werden die Ringe durch die zentrifugale ziehende Wirkung der Gummibänder ihrer Seite, denen keine kompensierende Wirkung der Gegenseite mehr gegenübersteht, auseinandergezogen und nehmen nun eine „Diasterstellung" an. Wird statt der kreisförmigen Scheibe ein biegsames kreisförmiges Band verwendet, so kann auch die Zelleneinschnürung nachgeahmt werden [V, 2]. Außer der Schwierigkeit, diese flächenhaften Modelle in solche des dreidimensionalen Raumes zu übertragen, besteht die Schwäche dieser Theorie in dem Verhalten der Kernspindel. Dieselbe müßte zwischen den Centrosomen durch Ausdehnung von Plasmasträngen entstehen. Nun befinden sich aber die inneren Spindelfasern gar nicht im Zustande der Dehnung, zeigen oft geschlängelten Verlauf und scheinen ohne bedeutende Verkleinerung ihres Querschnittes heranzuwachsen. Nur die Mantelschichte der Kernspindelfasern ist zuerst in Zugspannung, verbindet Centrosom und Chromosom und führt die gespaltenen Chromosomen den Diasteren zu. Ob dies jedoch als eine Kontraktion aufzufassen ist, bleibt um so mehr fraglich, als z. B. bei der Furchung der Seeigel die Chromosomen bis in das Zentrum der Diasteren hineinrücken, also, wie Wilson sich ausdrückt, „eine Kontraktion der Strahlen bis fast zum Nullpunkte" stattfinden müßte.

Man hat dann vielfach die Teilungsfiguren mit elektrischen und magnetischen Kraftlinien [V, 3—5] verglichen (Foll, Ziegler, Gallardo), was aber auch keine tiefergreifende Analogie ergeben hat; im Gegensatze zu den elektrischen und magnetischen Figuren mit ungleichen Polen handelt es sich bei der Mitose um gleiche Pole, was nicht nur durch die entgegengesetzte Wanderung der Chromosomen, sondern auch hauptsächlich die Verknüpfung mehrerer Pole zu Figuren, die keine Störung der Spindel- und Asterenfiguren mit sich bringen, erkannt werden kann. Auch die vorkommende Strahlendurchkreuzung ist als Einwand geltend gemacht worden.

Eine dritte Theorie ist von Bütschli im Anschluß an seine Annahme eines allgemein wabigen Baues des Protoplasmas aufgestellt und von Rhumbler weiter ausgebaut worden. Bütschli geht von der vielfach beobachteten Volumszunahme der Centrosomen und Sphären während der Mitose aus und führte das auf Wasserentzug aus den Wabenwänden (dem festeren „Hyaloplasma") zurück; durch die Wasserentziehung würde ein gegen das Centrosom gerichteter Zug in dem Wabengefüge entstehen, das sich der Zugrichtung entsprechend in Wabenreihen anordnen würde. Wenig glücklich war ein von Bütschli ersonnenes Modell: in Gelatinelösung eingeschlossene heiße Luftblasen, die später im Erkalten sich zusammenzogen, ließen ringsum in dem mit Chromsäure wabig gefällten Gelatine zwar Strahlungsfiguren vom Aussehen und der wirklichen Größe von Mitosen entstehen, bewiesen also die Möglichkeit einer Zugwirkung in kolloïdal-halbflüssiger Substanz, sind aber wegen der Verkleinerung der Luftblase im Gegensatze zu der Vergrößerung der Centrosomen und deren Sphäre mit dem beobachteten Ausgangspunkte der Theorie nicht mehr im Einklang.

Rhumbler suchte aus einer Verdichtung des Hyaloplasmas, Verkleinerung der Wabenwände und Waben, eine Zugkraft auf das entferntere, wasserreichere Hyaloplasma abzuleiten, wodurch das Zuströmen gegen das Centrosoma erfolgen würde; Gurwitsch bestreitet die Möglichkeit, in einer Flüssigkeit diese Wirkung zu erhalten. Übrigens sei die Annahme des Wasserentzuges aus den Wabenwänden willkürlich. „Nimmt man dagegen eine Quellung des Centrosomas auf Kosten des Enchylemmas [Zellsaftes] an, so müssen selbstverständlich die Wabenwände unter Verringerung des Wabenvolums in einer nunmehr den Gelatineverhältnissen

(Bütschli) völlig identischen Weise sich entsprechend unter Zugwirkung zusammenziehen. Die Aufquellung des Centrosomas, welches dabei wie früher keinen strahligen Bau zeigt, auf Kosten der umgebenden strahlig werdenden Sphäre ist übrigens eine in zahlreichen Fällen feststehende Tatsache."

Sehen wir auch noch von der nicht allgemein nachgewiesenen „Wabenstruktur" des Protoplasmas ab, so können wir als Ausgangspunkt für die ursächliche Erklärung der Mitose doch die Wasseransammlung in der Centrosphäre annehmen. Wir befinden uns hier in guter Übereinstimmung mit den Erläuterungen über die Auslösung der ersten Mitose, nämlich der die Entwicklung einleitendeu Besamung oder andern Befruchtung. Hier dokumentiert sich der Wasserentzug aus dem Eiplasma in der Quellung des mit seinem Centrosoma eindringenden Spermatozoons, respektive in der wasserentziehenden Natur der künstlichen Befruchtungsmittel. Der Wasser- oder besser Flüssigkeitsentzug aus dem Enchylemma bei der Mitose scheint sich, wie viele histologische Bilder zeigen, auf den Zelleib, namentlich in seiner Peripherie, und auf die chromatische Kernmasse zu beziehen, während die achromatische Kernmasse aufquillt, die Spindelbildung liefert und außerdem von viel Zellsaft umgeben erscheint.

Der Wasserentzug im Zelleib macht sich durch dunklere Färbung dieses Teiles und Auftreten dichter Körnchen geltend; der Wasserentzug aus der chromatischen Masse bewirkt nach Haecker das Deutlichwerden der Chromosomen, die auch während der Ruhestadien in derselben Anordnung vorhanden zu sein scheinen, wie im letzten Momente der Mitose. Zumal sprechen hierfür Boveris Befunde über ihr Wiederauftreten an denselben Stellen gelegentlich der nächsten Mitose beim Ascarisei. Aber sie sind während ihres stark gequollenen Zustandes von der übrigen Kernsubstanz dem Lichtbrechungsvermögen nach nicht unterscheidbar.

Die Konzentration von Zellsaft in den Mitosen bewirkt oft, daß zu dieser Zeit die Zellen pralles Aussehen, erhöhten „Turgor" besitzen.

Durch die Veränderung der Quellungszustände sind wir also imstande, folgende Teilerscheinungen der Mitose auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen [V, 7—12]:

1. Größenzunahme des Centrosomas (eventuell bei der Besamung auch des Spermakernes).

2. Bildung einer Centrosphäre und anschließender Strahlung, und zwar in der Nähe des Zellkernes bei der künstlichen Befruchtung auch ohne präformiertes „Centrosoma".

3. Auflösung der Kernmembran und Wachstum (Quellung) der achromatischen Spindel.

4. Deutlichwerden der Chromosomen.

Es bleibt noch die Teilung des Centrosomas, der Chromosomen und des Zelleibes zu erklären.

Was zunächst die Längsteilung der Chromosomen anbelangt, so muß hervorgehoben werden, daß deren Teilung („Verdoppelung") bereits vor dem Auseinandergehen, ja oft sogar vor deren Anordnung in eine zur Kernspindel senkrechte „Äquatorialplatte" bereits vorhanden ist. Sie erfolgt also mit dem Deutlichwerden der Chromosomen fast (oder ganz?) zu gleicher Zeit. Es dürfte daher gestattet sein, mit der Entquellung der Chromosomen zugleich eine Längsspaltung eintretend sich zu denken, indem die ausgeschiedene feste Phase (das Chromosomenplasma) nunmehr der Quere nach eine geringere Kohäsion besitzt als der wasserreichere Zustand. Wird nun diese feste Phase den strömenden Bewegungen des Enchylemmas, die gegen die Centrosphären zu stattfindet, wie es z. B. Fischels Nentralrotfärbungen am lebenden Seeigelei zeigen, ausgesetzt, so können die Spalthälften voneinander abgehoben und, da sie mit den Mantelfasern der Spindel in Kontakt stehen, gegen verschiedene Pole auseinandergedrängt werden.

Für die Durchschnürung des Zelleibes kommen jedenfalls durch die Änderung in der Flüssigkeitsverteilung bedingte Änderungen der Oberflächenspannung in Betracht. Ziegler beobachtete bei Ctenophoren das Vordringen einer dichteren Ektoplasmaschicht in die am Kernpole einschneidende erste Furche. Es möge auch daran erinnert werden, daß nach der Befruchtung das Ei sich in einem merkwürdig plastischen Zustande befindet, so daß es z. B. beim Seeigel in lange Fäden ausgezogen werden kann (Morgan, Driesch). Mit dem Auseinanderweichen der Centrosphären wird nun das früher monozentrische Gebilde in ein dizentrisches verwandelt und um jedes neue Zentrum eine eigene Schicht durch die Oberflächenspannung abgegrenzt. Das Auseinanderrücken der Centrosomen würde durch die Quellung oder auch ein anderes Wachstum der Zentralspindel erklärt, die Spaltung der Centrosomen auf einen ähnlichen Vorgang wie bei den

Chromosomen zurückzuführen sein (was bei der für Infusorien von R. Hertwig nachgewiesenen Entstehung derselben aus Kernsubstanz und ihrer sonstigen Beziehung zur Kernmasse nahegelegt wird): ich erinnere an die intranukleäre Lage eventueller Eicentrosomen und die Neubildung solcher bei künstlicher parthenogenetischer Befruchtung!

Als vorläufiges Resultat des schwierigen Problemes mitotischer Zellteilung ergibt sich also:

Die gemeinsame Ursache der mitotischen Erscheinungen liegt in einer lokalisierten Ausscheidung („Verdichtung") einer flüssigeren Phase, des Enchylemmas, und den durch die Flüssigkeitsverschiebungen bedingten Umordnungen eines monozentrischen in ein dizentrisches Oberflächenspannungssystem.

VI. Kapitel.

Anordnung der (Furchungs-)Zellen.

Wenn nach Zur Straßen das Centrosoma bei Beendigung einer Mitose unter den Mittelpunkt der freien Zelloberfläche zu stehen kommt und nach Hertwig die Kernspindel in die Richtung des größten Durchmessers des Zelleibes eingestellt wird, so kann die Richtung der zweiten Kernteilungsspindel und der auf ihr senkrecht stehenden zweiten Furche eine zweifache sein.

Entweder das Centrosoma teilt sich in äquatorialer Richtung und die Kernspindel stellt sich dann parallel zur ersten Furche in den Äquator ein: dann muß die zweite Furche in den auf der ersten Furche senkrechten Meridian fallen; oder das Centrosoma teilt sich in eben diesem Meridiane und die Kernspindel stellt sich parallel zur ersten Furche, aber in den zu ihr senkrechten Meridian ein: dann muß die zweite Furche in den Äquator fallen.

Beim Frosch und Seeigel ist gewöhnlich die erste Alternative verwirklicht. Das bestimmende Moment kann ungezwungen in dem Vorhandensein des achsialen Baues gesucht werden [IV, 16]: nur bei Teilung im Äquator bewegen sich die Centrosomaspalt-

stücke in homologgebauten Eiteilen. Werden Froscheier (nach Born 1894) zwischen vertikalen Glasplatten gepreßt, so stellen sich, entsprechend der Hertwigschen Regel, die Kernspindeln der zweiten Furche in die aufgezwungenen längsten Durchmesser der Blastomeren, d. i. parallel den pressenden Platten und der ersten Furche ein und die zweite Furche ist nunmehr eine Äquatorialfurche [IV, 17]; da jedoch ungleiche Dottermassen der oberen und unteren Eihälfte angehören, ist die Furchung inäqual: am animalen Pole sind zwei kleinere Blastomeren abgeschnürt worden.

Diese Abschnürungsart entspricht der normalerweise dritten Furche und wir können eben daraus schließen, daß gerade die Plasmaverteilung die Ursache ist, was ja auch sehr gut mit den weitergehenden Fällen bloß partieller Furchung bei noch dotterreicheren Eiern usw. übereinstimmt. Daß es sich nicht etwa um ein frühzeitiges Auftreten der dritten Furche unter völligem oder zeitweisem Ausfall der zweiten handelt, zeigt der weitere Furchungsverlauf der gepreßten Eier: die dritte Furche der zu vertikalen Platten gepreßten Eier ist nämlich (wieder der Hertwigschen Regel folgend) parallel der ersten Furche, ist also weder eine normale vierte noch eine früher übersprungene zweite Furche. Sie entspricht vielmehr einer dritten Furche, wie sie auch bei Eiern, die zwischen horizontalen Glasplatten gepreßt wurden, nach der Hertwigschen Regel entsteht, nachdem die zweite Furche ganz (oder fast) wie normalerweise meridional verlaufen war [IV, 18].

Beim Seeigel können Eier durch Pressung (die namentlich durch das Zieglersche Durchströmungskompressorium zu erreichen ist) durch stete Einstellung der Kernspindeln parallel zu den pressenden Flächen eine aus 32 und mehr Zellen bestehende, in einer Ebene ausgebreitete Platte liefern (Driesch 1892, O. Hertwig).

Pressung, Kältewirkung oder Ätherisierung während der gerade beginnenden Durchschnürung der ersten Furche führen eine Unterdrückung des Ablaufes derselben herbei (Chabry, Boveri 1897, Wilson 1901[2], Teichmann 1903). Die Strahlungen schwinden oder treten überhaupt nicht auf, das Ei nimmt wieder kugelförmige Gestalt an: dennoch ist die Kernteilung durchgeführt, so daß nunmehr eine zweikernige Zelle vorhanden ist. Die zweite Furche kann dann normal auftreten, ohne daß die erste nachgeholt würde; Loeb (1895[3]) trieb aus einer feuchten Kammer, in der sich Seeigeleier im Zwei- oder Vierzellenstadium befanden, den Sauerstoff durch einen

Wasserstoffstrom aus: unter dem Einfluß des Sauerstoffmangels nehmen die Zellen Wasser auf, ihr Volumen nimmt zu, so daß der Binnenraum der Membran von dem Protoplasma der Furchungskugeln lückenlos ausgefüllt wird; dann verschwinden die Zellgrenzen und das Ei sieht so aus, als ob es ungefurcht wäre. Läßt man später den Sauerstoff wieder zutreten, so furchen sich die Eier wieder, falls man nicht allzu lange zuwartet. In vielen Fällen treten die alten Furchen wieder auf, aber durchaus nicht immer.

Auch auf Eier von Fischen (Ctenolabrus) wirkt nach Loeb Sauerstoffmangel verflüssigend, ebenso auf Infusorien (Budgett) und strömendes Plasma (Kühne).

Loeb stellte die beachtenswerte Hypothese auf, daß der Zellkern als oxydativer Überträger bei der intrazellulären Atmung tätig sei, ähnlich wie unsere roten Blutkörper als Sauerstoffüberträger dienen. Lillie fand durch mikrochemische (zuerst von Ehrlich für Oxydationsgänge in den Geweben verwendete) Methoden, daß tatsächlich das Oxydationsmaximum in der unmittelbaren Nähe des Zellkernes liegt. Das Chromatin enthält nach Mac Allum Eisen, das ja bekanntlich auch bei den roten Blutkörperchen als Sauerstoffüberträger die Hauptrolle spielt; nach Spitzer gehören die Oxydationsfermente aus verschiedenen Gewebsextrakten zur Gruppe der Nukleoproteïde, d. h. zu den typischen Kernstoffen. Dürfen wir den Kern als Oxydationszentrum (oder „Chemozentrum“ im allgemeinen Sinne) annehmen, so können wir einen weiteren Schritt zur Erklärung der Furchung machen: Vorgänge, die eine Beschleunigung der oxydativen Prozesse herbeiführen (Katalysatoren), werden zunächst raschere Oxydation und Wasserentzug bewirken, denen eine raschere Erschöpfung des im Kerne gespeicherten Sauerstoffes folgen muß: in der Zelle wird dann Sauerstoffmangel und „Verflüssigung“ eintreten. Es erfolgen die hiermit verknüpften Kernteilungs- und Zellteilungsvorgänge, die das monozentrische in ein dizentrisches System verwandeln. Inzwischen beginnen die Kernschleifen wieder Sauerstoff zu speichern (zu atmen), wobei sie auch selbst quellen und wachsen (assimilieren); hierzu wird wieder Sauerstoff verbraucht, das Verhältnis des zuströmenden zum verbrauchten wird durch das Mißverhältnis zwischen der Zunahme der resorbierenden Oberfläche und der assimilierenden Kernmasse, die sich wie zweite zur dritten Potenz verhalten müssen, ein immer ungünstigeres, es tritt wieder Sauer-

stoffmangel ein und der Prozeß kann sich auf diese Art rhythmisch wiederholen. In neuester Zeit ist das konstante Verhältnis zwischen Zelleib und Zellkern als Kernplasmarelation von R. Hertwig besonders betont worden. Der von Driesch aufgestellte Satz der „fixen Zellgröße" auch bei Entwicklung von mehreren Embryonen aus einem Ei erhält nach Boveri (1905) dahin eine Einschränkung, daß immer das Zellvolumen proportional der Chromosomenzahl und damit der Kernoberfläche behufs Erreichung der normalen Kernplasmarelation reguliert wird.

Bei dieser Gelegenheit mag darauf hingewiesen werden, daß durch die Zerlegung der einfachen Eikugel in mehrere eine günstigere, nämlich größere Oberfläche für Atmung oder sonstige Stoffaufnahme geschaffen wird. Würde das Ei ungeteilt wachsen, so würden die Verhältnisse immer ungünstiger, da eben das Volumen in der dritten, die Oberfläche bloß in der zweiten Potenz zunehmen würde. Schließlich würde der Lebensfähigkeit selbst eine Grenze gezogen sein.

Damit stimmt die geringe Größe der Einzelligen (Protisten) und der Eier der Mehrzelligen überein.

Während die Einzelligen bei den Teilungen vollständig zerfallen, bleiben die Teilprodukte der Mehrzelligen in Zusammenhang.

Die Ursache hierfür sind nicht bloß die Eimembranen, welche der Embryo ja später verläßt, sondern die Anwesenheit kittender Substanzen. Herbst (1899) fand zunächst an membranlos geschüttelten Seeigeleiern, daß deren Furchungszellen in kalziumfreiem Seewasser vollständig auseinanderfallen, und dasselbe wies er dann für die Zellen der wimpernden Larven von Polymnia nebulosa, der Köpfchen des Polypen Tubularia mesembryanthemum, der Epithelzellen der Larven der ·Seescheide Ciona intestinalis u. a. m. nach.

Werden Seeigeleier, die in kalziumfreiem Seewasser in einzelne Furchungskugeln zerfallen sind, in kalkhaltiges gebracht, so bleiben die Furchungszellen bei weiteren Teilungen beisammen, ja solche, die auch nur noch locker zusammenlagen, können sich wieder aneinanderschließen. Die Art der Kalziumwirkung betreffend macht Herbst darauf aufmerksam, daß nicht an eine Bindung des Kalziums gedacht zu werden braucht, da auch z. B. das „Fibrinogen" bei Anwesenheit von Kalzium in Fibrin übergeht, ohne daß Kalzium im Fibrin gebunden wäre.

Umgekehrt hat Natrium die Tendenz, eine Auflockerung des

Zellverbandes herbeizuführen (Seeigeleier, Kiemen junger Aale — Herbst). Dieser Antagonismus von Natrium und Kalzium dürfte die Ursache dafür abgeben, daß Eier des Fisches Fundulus nach Loeb in destilliertem Wasser sich wie in natrium- und kalziumhältigen zu entwickeln vermögen, nicht aber in reiner Chlornatriumlösung.

Die bisher ermittelten Regeln gelten auch für die fernere Furchung: gewöhnlich teilen sich alle neuentstandenen Blastomeren wieder zu gleicher Zeit, so daß, wie auf das Zweizellenstadium ein Vierzellenstadium, auf dieses ein Achtzellenstadium, ein solches von 16, 32, 64 usf. Zellen folgt, oder es teilen sich bloß die Abkömmlinge einer Region gleichzeitig (Zur Straßen). Auf diese Art wird das Ei in einen mehr minder kugeligen Haufen von Blastomeren zerlegt. Dabei können die abgeschnürten Zellen von verschiedener Größe sein, gewöhnlich der Balfourschen Regel folgend, daß, je mehr Reservedottersubstanz ein Eiteil enthält, desto größer die betreffende Zelle ausfällt, wie wir bereits erwähnt haben, wahrscheinlich deshalb, weil der Dotter dem Einschneiden der Furche größeren Widerstand entgegensetzt.

Die Anordnung der Blastomeren erfolgt nach dem für alle Flüssigkeitstropfen geltenden Gesetze der Minimalflächen (Plateau).

Flüssigkeitstropfen, die nicht zusammenfließen, gruppieren sich in ganz bestimmter Weise aneinander, bis die Summe der Oberflächen unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird.

Roux suspendierte Öltropfen in einer Mischung von Alkohol und Wasser, so daß sie fast die ganze Oberfläche des kegelförmigen Weinglases ausfüllten, und teilte dieselben dann: die Teiltropfen schlossen sich in ganz ähnlicher Weise wie die ersten Furchungszellen aneinander [VI, 1—4]. Öfters konnten die Tropfen in verschiedener Weise geteilt werden, ohne daß das Resultat sich änderte, indem die Teiltropfen durch Verschiebungen in die einzige mögliche Lage der minimalsten Oberfläche hineinglitten.

Durch ungleiche Teilungen der Teiltropfen können Abdrängungen von Zellen vom Mittelpunkt, also gewissermaßen das Entstehen einer „Furchungshöhle“ sowie das Einschieben einer Zelle in das Innere, wie es bei weiteren auf die Furchung folgenden Stadien (Gastrulation, Mesenchymbildung) vorkommt, nachgeahmt werden [VI, 5]. Die Öltropfen können auch wagrecht geteilt werden, so daß dann übereinanderstehende Tropfenkränze

entstehen. Die Teilung geschieht mit einem wagrecht abgebogenen Glasstabe in einem bauchigen Weinglase.

Durch Experimente am Froschei wies Roux dann nach, daß tatsächlich Verschiebungen in der Anordnung der Blastomeren zustande kommen, wie sie die ungleich geteilten Öltropfen zeigten. Es wurden einzelne Blastomeren angestochen, so daß durch Ausfluß von Plasma („Extraovat") eine Verkleinerung derselben stattfand. Es traten nun Verschiebungen der Blastomeren ein, die meist zu jener Anordnung führten, die analog verschieden große Öltropfen annehmen würden. Freilich geschieht dies nicht immer. Für die Hemmnisse ist der unvollkommen flüssige Zustand der Substanz verantwortlich zu machen.

Roux (1896) zerschnitt „einen Öltropfen, der in seiner relativen Größe zu dem Querschnitt des Glases bloß einer Hälfte des oben als ganzes Ei betrachteten Tropfens entspricht, wiederholt radiär von innen nach außen; so bleiben bei äußerer Ruhe die Tropfen an der Peripherie des Glases liegen und bilden daher gleich ihr einen halben Bogen [VI, 6], sie sind aber, sofern das Öl rein ist, infolge des mangelnden Gegendruckes durch die fehlende andere Hälfte des Bogens nicht aneinander abgeplattet. Sofern jedoch das Öl genügend stark verunreinigt ist, so sinkt die Oberflächenspannung und die Tropfen behalten einige Zeit die beim Durchteilen entstandenen abgeplatteten Seiten und peripheren Flächen und lagern (bei Anwendung eines nur dünnen Glasstabes zur Teilung) dicht aneinander. Diese Abplattungen sind stärker und dauernder bei Verwendung von Rizinusöl oder besser einer Mischung von vier Teilen Brennöl mit, je nach der niedrigeren oder höheren Zimmertemperatur, zwei bis fünf Teilen Schweinefett. Letzterenfalls kommt außer der wohl geringeren Oberflächenspannung auch die Vermehrung der Konsistenz als ein Moment zur Geltung, welches die bei der Teilung hervorgebrachte Gestalt erhält."

Es ist daher möglich, daß ein entzweigeschnittenes Furchungsstadium entweder eine solche Umlagerung der Zellen erfährt, daß im ganzen wieder eine der Kugel angenäherte Gestalt zustande kommt oder die „Halbbildung" bestehen bleibt, je nachdem die Konsistenz flüssiger oder starrer ist.

Außer den rein mechanischen Zellformveränderungen und Verschiebungen von Zellen sind von Roux (1894) anscheinend aktive Bewegungen von Blastomeren zerschnittener Morulae oder

Blastulae von Fröschen (Rana fusca und esculenta) unter dem Namen „Zytotropismus“ [VI, 7] beschrieben worden, jedoch nach unserer Nomenklatur als „Zytotaxis“ zu bezeichnen. Roux beobachtete, daß solche mit der Nadel isolierte Zellen, die in filtriertem Hühnereiweiß, $\frac{1}{2}$% Kochsalzlösung und in einer Mischung dieser beiden Flüssigkeiten zu gleichen Teilen eingelegt waren, auch wenn sie in gar keinem nachweisbaren Zusammenhang mehr miteinander standen, gegeneinander Bewegungen ausführten, indem sie an den einander zugewandten Seiten sich zuzuspitzen begannen und dann ruckweise bis zur Berührung aneinander herankamen. Bei geschwächten Eiern, z. B. aus dem Ende der Laichzeit, traten solche Erscheinungen nicht auf.

Die einmal einander berührenden Zellen legten sich dann mit größerer Fläche aneinander, was Roux Zellzusammenfügung „Zytarme“ nennt [VI, 8], und folgen hierbei meist dem vorhin erwähnten Plateauschen Gesetze, jedoch mit Ausnahmen, die auch wieder auf Störung durch verschiedenen Aggregatzustand oder auf Verletzung von Zellen sich zurückführen ließen.

„An manchen Zellen der Morula und Blastula, welche nach der Isolierung sich in verschiedenem Grade flächenhaft zusammengefügt haben, kommt es vor, daß sie sich wieder trennen,“ was Roux (1896) „Zytochorismus“ nennt [VI, 11]; diese Trennung erfolgt entweder durch kugelige Rundung beider Zellen oder bloß einer oder durch Auftreten eines klaffenden Spaltes an der Berührungsfläche. Roux schreibt über die Ursachen dieser Erscheinung: „Die spezielle Bedeutung dieser Selbsttrennung flächenhaft vereinigter Zellen kennen wir noch nicht. Ich vermute, daß sie in manchen Fällen von Änderungen der Qualitäten der Zellen abhängt. Das langsame Absterben ist, wie ich früher an Gastrulis und jungen Embryonen beobachtet habe, gleichfalls häufig mit Lösung des epithelialen Verbandes der Zellen unter kugeliger Rundung derselben verbunden, ein Geschehen, das ich als „Framboisia (finalis) minor“ bezeichnet habe (siehe Nr. 3, Bd. II, S. 1050). Dieselbe tritt rasch bei Anwendung zu starker Salzlösungen als Medium an Embryonen auf. . . .“

„Ferner kommt Framboisia rasch entstehend an den Polfeldern bei Anwendung des elektrischen Stromes im elektrolytischen Felde vor (siehe Nr. 4).“ . . .

Roux hatte nämlich früher Versuche über die Einwirkung

elektrischer Ströme auf die Richtung von Furchen am Froschei ausgeführt und dabei folgendes beobachtet:

„Beim Durchströmen eines geraden Bandes Froschlaich von 5—9 *cm* Länge, 2—2·5 *cm* Breite und einer einzigen Eilage Höhe, in Richtung der Länge des Bandes, von 1·7 *cm* breiten Platinelektroden aus, entstand an jedem der vor ein bis drei Stunden befruchteten Eier innerhalb 15—30 Sekunden eine deutliche Scheidung der annähernd kugeligen Oberfläche in drei Felder, welche durch zwei einander parallele kreisförmige Grenzlinien gesondert sind, nämlich in zwei einander gegenüber liegende, den Elektroden zugewandte „Polfelder“ mit veränderter Oberfläche und ein zwischen ihnen gelegenes „äquatoriales Gürtelfeld“ ohne solche Veränderung.“

„Diese Scheidung der Oberfläche erfolgt gewöhnlich zunächst durch Aufhellung im Bereiche des Polfeldes unter anfänglichem Entstehen einer netzartigen oder punktierten helleren Zeichnung; manchmal treten auch schon, ehe eine Verfärbung der Oberfläche erkennbar ist, auf der unteren hellgrauen, oft fast weißen Hemisphäre des Eies die beiden Parallelkreise als schwärzliche Linien auf und bewirken so die erste sichtbare Scheidung in die drei Abschnitte.“

„An dem in zwei und mehr Zellen geteilten Ei, ebenso wie an der Morula und noch an der schon in kleine Zellen zerlegten Blastula, beobachtete ich, daß jede Zelle der Eioberfläche für sich polarisiert wird“ (Roux 1895[1], II, 591).

„Wenn man Eier mit wohlgerundeten Zellen durch kurz dauerndes Einlegen in $^1/_{20}$ gesättigte wässerige Karbolsäurelösung schwach vergiftet, so behalten sie ihre runde Zellgestalt, gleichwohl aber dehnen sich bei der Durchströmung die im ersten Momente entstandenen Spezialpolfelder sofort weiter über die ganze direkt bestrahlte Zelloberfläche aus und es entsteht so ganz rasch jederseits ein einheitliches, aber im Bereiche der oberen Hemisphäre aus gerundet vorspringenden Zellen bestehendes Polfeld; und zwischen beiden liegt der von zwei durchgehenden, parallelen Grenzlinien begrenzte Generaläquator“ (Roux 1895[1], II, 596).

„Bei der elektrischen Reizung liegt einfache Kontraktion vor. Dieselbe könnte auch beim Absterben stattfinden und dennoch nicht genügend festen epithelialen Verband lösen“ (Roux 1896[1], 408).

Ferner beobachtete Roux Zellgleiten, „Zytolisthesis“, das an gesonderten Blastomeren zur Zusammenlagerung im Sinne des

Plateauschen Gesetzes nach Art der Umlagerungen geteilter Öltropfen vor sich gehen kann, meist aber infolge Inhomogenität der verschiedenen Blastomeren weitgehende Modifikationen hervorruft, endlich noch das Vermögen der Umordnung der Zellsubstanz innerhalb der Zelle, und zwar zum Teil in einer durch die Lage der Berührungsstellen mit den Nachbarzellen bedingten Weise, z. B. die Ordnung der pigmenthaltigen Zellsubstanz an die Mitte der Außenseite der Zellen eines Komplexes.

Hier schließen sich auch die Gerüstbildungsstudien von Dreyer (1892) an, die innigen Zusammenhang der Gerüstabscheidungsstellen mit der Tropfenform des Kolloidzustandes ergeben.

Fassen wir die Ergebnisse über die Anordnung der Blastomeren in den ersten Furchungsstadien, dann auch in der Morula und Blastula zusammen, so können wir sagen:

Die zweite und die weiteren Furchen beruhen auf einer rhythmischen Wiederkehr des für die erste Furche maßgeblichen Stoffverhältnisses, indem der Eintritt von Sauerstoff den Fortgang des Stoffwechsels bedingt, dessen Intensität also mit der Veränderung des Verhältnisses von resorbierender Oberfläche zu assimilierendem Volumen wechselt, und der Anwesenheit antagonistischer Stoffe, die teils das völlige Auseinanderweichen der Blastomeren verhindern (Kalzium), teils eine gewisse Auflockerung gestatten (Natrium).

Die Anordnung der Blastomeren beruht auf dem Plateauschen Gesetze der kleinsten Oberfläche, nach welchem die Flüssigkeitstropfen sich aneinander legen, wobei Abweichungen auf Eiteile abweichender Konsistenz zurückzuführen sind, welch letztere namentlich auch für die verschiedene Größe der gebildeten Blastomeren verantwortlich ist (Balfours Regel).

VII. Kapitel.

Die Gastrulation.

Der Prozeß der Furchung schließt mit der Bildung der Blastula ab; noch erscheinen die einzelnen Zellen gleichartig, wenn auch Größen- oder Färbungsunterschiede die Zellen gewisser Regionen bei genauerem Zusehen charakterisieren. Auf diesem Stadium verlassen manche Tierembryonen bereits die Eihülle, indem Wimpern an der Außenfläche der Zellen sich ausbilden, die zur Fortbewegung dienen. Dies ist z. B. bei den Seeigeln der Fall. Über die Ursachen der Wimperbildung scheint nichts bekannt zu sein. Vielleicht geben Angaben von A. Hinterberger und Reitmann (1904), daß gewisse Protisten (Bacillus pyocyaneus, Micrococcus agilis, Proteus) je nach dem größeren oder geringeren Wassergehalt des Nährbodens geißeltragende, bewegliche oder geißellose, rasenartige Formen ausbilden, einen Fingerzeig, in welcher Richtung das Experiment eingreifen könnte. Die Modifizierbarkeit der Wimperausbildung auf späteren Stadien durch bestimmte Stoffe wird gelegentlich der Besprechung der Notwendigkeit bestimmter Stoffe im umgebenden Medium zur Sprache kommen. Die freischwimmende Blastula wächst durch Wasseraufnahme, wobei die Höhlung zwischen den Zellen auch an Größe zunimmt und der erhöhte Turgor der Blastula ein pralles Aussehen verleiht. Bei unrichtiger Konzentration des Mediums entstehen jedoch kompakte sogenannte „Stereoblastulae“ (Driesch, Herbst) oder knitterige Formen.

Durch Einbringen der Blastulae von Seeigeln in kalkfreie Lösungen werden alle einzelnen Zellen isoliert, sie bilden ringsum Wimpern aus und es kann nicht unterschieden werden, welche Zellen zu einer bestimmten Funktion gelangen würden, wenn sie im Zusammenhange geblieben wären.

Das Blastulastadium ist das letzte, in welchem die einzelnen Zellen keine verschiedene Differenzierung und Funktion aufweisen, zugleich auch das letzte, in dem sich alle Metazoen noch in gemeinsamer Weise besprechen lassen.

Das nächste Stadium besteht in der Differenzierung des Furchungsmateriales in zweierlei Art von Zellen, den meist kleineren, dotterärmeren „Ektodermzellen“ und den größeren,

dotterreicheren „Entodermzellen“: die ersteren bilden die äußere Schichte, die zur Abgrenzung des Organismus gegen das äußere Medium dienen und daher auch die Funktion der Aufnahme von Reizen der Außenwelt übernehmen und Fortbewegungsorgane für das Medium ausbilden (Wimperschöpfe, Wimperkränze u. ä.); die Entodermzellen hingegen dienen vorzugsweise der Verdauung der Nahrung, die entweder noch dem Ei in Form von Dottermassen zur Verfügung steht oder (eventuell durch Vermittlung einer ektodermalen Schlundpforte) dem Körper von außen zugeführt werden muß. Für die resorbierenden Flächen werden günstigere Verhältnisse durch fortgesetzte Zellteilungen, namentauch durch Einstülpungen, geschaffen, da hierdurch die Oberfläche im Verhältnis zum nahrungsbedürftigen Volumen noch mehr vergrößert wird, als dies durch die Zerlegung in Furchungskugeln und die Auseinanderdrängung derselben durch ein flüssigkeithaltiges „Blastocöl“ bereits früher geschehen war. Bekanntlich stellt man den Komplex der Ektodermzellen als äußeres Keimblatt („Ektoderm“) dem Komplex der Entodermzellen oder dem innern Keimblatt („Entoderm“) gegenüber. Die Sonderung des Embryos in Ektoderm und Entoderm geht in der verschiedenartigsten Weise vor sich, und wenn wir alle diese verschiedenen Vorgänge als „Gastrulation“ bezeichnen, so müssen wir uns dessen bewußt bleiben, daß wir damit zwar ein homologes Stadium, nämlich die Ausbildung der ersten zwei Keimblätter oder „Primitivorgane“ aus der Blastula, nicht aber analoge mechanische Prozesse kennzeichnen.

Ehe das Problem einer Zurückführung verschiedener Gastrulationsprozesse aufeinander in Angriff genommen werden kann, ist zunächst die Frage zu lösen, welche Kräfte es überhaupt veranlassen, daß die Entodermzellen in das Innere der Blastula gelangen. Bereits die Cöloblastula folgt nicht mehr den für kompakte Zellenhaufen aufgestellten Sätzen der Anordnung nach dem Plateauschen Satze. Es würde naheliegen, die von den Blastulazellen ins Innere abgeschiedene Blastocölflüssigkeit für die Aufrechterhaltung eines zentrifugal gerichteten Druckes verantwortlich zu machen, der die Zellen in einer dichtgedrängten Schicht an der Oberfläche halten würde; aber in abnormen Fällen sind offene Blastulae beobachtet worden, so von Morgan und Hazen bei Amphioxus, und ähnliches erhielt Driesch durch Isolation der ersten Blastomeren von Seeigeleiern, die eine weit-

geöffnete, einschichtige Halbblastula erzeugten; hieraus sowie aus eigenen Beobachtungen an Ascaris zieht Zur Straßen (1903[1]) den folgerichtigen Schluß, daß, da hier kein verschiedener Druck im Blastocöl und außerhalb desselben herrscht, ein innerer Überdruck nicht als Ursache der Oberflächenanordnung angesehen werden kann. Zur Straßen führt weiter aus, daß die Ordnung im Epithelverbande nur unter der Voraussetzung einer „Anisotropie" der einzelnen Zellen möglich sei. Ein ebener Epithelverband werde dann zustande kommen, wenn die einzelnen, kugelig gedachten Zellen längs ihres Äquators eine „Attraktionszone" ausgebildet haben, mittels deren sie sich aneinander schmiegen und abplatten, während die Polkappen gewölbt bleiben. Ein gekrümmtes Epithel würde dann zustande kommen, wenn die Attraktionssphären gegen den einen Pol zu verschoben wären, da dann die Abplattungen gegen diese Pole konvergieren würden, so daß die letzteren die innere Seite, die entgegengesetzten aber die äußere Seite des Bogens einnähmen. Auch mit dieser Annahme ist jedoch noch nicht auszukommen, da ja dieselben Epithelzellen je nach ihrer Lage die verschiedenartigsten Verbände herzustellen imstande sind. Zur Straßen läßt daher die weitere Komplikation gelten, daß jede Zelle in eine Schichtenfolge paralleler Attraktionszonen zerfalle, die bewirken, daß die Zellen zwar in verschiedenartiger Weise mittels je zwei gleicher Attraktionssphären sich aneinanderlagern können, dabei aber bei analoger Lage gleicher Attraktionssphären an allen Zellen in gleicher Höhe, also in einer Epithelschicht aneinander festgehalten werden. Den Wahrscheinlichkeitsbeweis sieht Zur Straßen in den Drehungen, welche die Centrosomen nach den Teilungen erfahren, die er, wie bereits besprochen, auf die Ungleichheit, und zwar den zur Zellachse symmetrischen Bau des Plasmas zurückgeführt hatte: die Attraktionszonen sind äquatorial zur Zellachse zu denken (diese ist die Verbindungslinie der Mittelpunkte der freien äußern und basalen innern Zelloberfläche bei ruhendem Kerne).

Welche Kräfte die Attraktion bewirken sollen, läßt Zur Straßen unentschieden.

Der Mechanik des Gastrulationsvorganges widmet Rhumbler (1902) eine analytische Untersuchung. Auch konstruierte er Modelle aus aneinandergeknüpften Stahlstreifen, welche die verschiedene Reaktion mechanischer Systeme bei Veränderung der Druckverhältnisse, Größenverhältnisse der Elemente usw. veranschaulichen sollen.

Rhumbler kommt zu dem Resultate, daß eine Einwanderung von Entodermzellen in das Innere der Blastula nicht durch passive Gestaltung, wie Druck des Ektoderms, saugende Wirkung verkleinerten Blastocöls u. a. m. hervorgerufen sein kann, sondern daß den Entodermzellen eine Fähigkeit aktiver Bewegung zukommt, die wahrscheinlich auf Chemotaxis derart zurückzuführen ist, wie dies früher bereits für Amöben, mit denen die wandernden vegetativen Zellen sogar oft morphologische Ähnlichkeit besitzen, ermittelt worden war. Die zunächst notwendige Formänderung leitet Rhumbler daher ab, daß sich die Oberflächenspannung an der nach innen gekehrten Seite der vegetativen Zellen herabmindert, indem eine chemische Verschiedenheit in der Blastocölflüssigkeit z. B. durch die Anreicherung mit der im Gasstoffwechsel abgeschiedenen Kohlensäure gesetzt war, während an der Außenfläche ein fortwährend aus dem äußern Medium unterhaltener Sauerstoffstrom eine solche Veränderung ausschließt. Der Verminderung der Oberflächenspannung vermag aber ein Vorquellen des Plasmas (Ausstreckung von Pseudopodien) zu folgen, das aus der Blastocölflüssigkeit bei gegebener Mischbarkeit Stoffe an sich zieht, hiedurch neue Spannungsdifferenzen herstellt und so bei Wiederholung des Prozesses immer mehr in das Innere gelangt. Daß die chemotaktische Wirkung nur auf die Zellen des vegetativen Poles Einfluß nimmt, hat seinen Grund jedenfalls in der von Anfang an verschiedenen stofflichen Beschaffenheit desselben, die sich eben auch in den verschiedenen Blastomeren ausspricht. Zusammenfassend können wir also sagen:

Blastulation und Gastrulation beruhen auf chemotaktischen Wirkungen, die, durch Stoffwechselprozesse ins Werk gesetzt, nicht allein passiv-mechanische Verschiebungen, sondern auch aktive Wanderungen von Zellen veranlassen.

VIII. Kapitel.

Entwicklungsmechanik der Differenzierung.

1. Nesseltiere (Cnidaria).*)

Wenn das Schicksal der einzelnen Blastomeren und deren Nachkommen, die Zellenfolge („cell-lineage") bis zum Eintritte solcher Differenzierungen weiter verfolgt wird, daß bereits ihre künftige Organbedeutung erkannt zu werden vermag, so läßt sich aussagen, welche Teile des Embryo aus den einzelnen Regionen oder Blastomeren des Eies normalerweise entstehen: das was normalerweise aus einer bestimmt gelagerten Blastomere eines Eies im späteren Embryo wird, nennen wir nach Driesch deren „prospektive Bedeutung". Es erhebt sich nun die Frage, ob ein jedes Organ nur aus einer bestimmten Blastomere (oder einem bestimmt gelagerten Eiteile) gebildet werden kann oder ob bei Abänderung des Entwicklungsganges, besonders bei Verkleinerung des Eimateriales durch Entnahme von Substanz oder Entfernung von Blastomeren, dennoch auch jene Organe gebildet werden können, die normalerweise dem entfernten Eiteile ihre Entstehung verdanken würden. Es hat sich in der Tat gezeigt, daß eine bestimmte Blastomere (oder ein bestimmter Eiteil) nicht immer bloß das zur Entwicklung zu bringen imstande ist, was seiner „prospektiven Bedeutung" entspricht, sondern unter Umständen auch die Rolle anderer Blastomeren (oder Eiteile) übernimmt. Driesch nennt alles, was eine Blastomere auch unter abgeänderten Verhältnissen zu liefern imstande ist, deren „prospektive Potenz".

Die Frage, inwieweit Anlagen ausschließlich an bestimmte Teile des Eies gebunden sind und in welcher Beziehung die zukünftigen Teile des Embryo zu den Furchungsebenen stehen, ist als „Determinationsproblem" (Korschelt und Heider) bezeichnet worden.

Unter den Coelenteraten sind einige Hydrozoen, die zu den Skyphozoen gehörige Koralle Renilla, und Ctenophoren auf die Möglichkeit ihrer Aufzucht aus isolierten Blastomeren oder Eistücken hin untersucht worden. Zunächst sei des ältesten Ei-

*) Über die Porifera vgl. unten: Einwirkung äußerer Faktoren, 1. Chemische Agentien.

teilungsversuches erwähnt, den Haeckel (1869) an der Siphonophore Crystallodes unternahm; wurden Embryonen vom zweiten Tage in 2—4 Stücke zerschnitten, so regenerierten sie vollständig.

Martha Bunting trennte die zwei ersten Blastomeren von Hydractinia durch Schütteln oder Zerschneiden und erhielt ganze Planulae von halber Größe. Ob die Entstehung des Entoderms der normalen multipolaren Delamination entsprach, konnte nicht mit Sicherheit bestimmt werden.

Zoja (1894, 1895) faßte die Resultate seiner Versuche an den ersten Furchungsstadien von Liriope mucronata, Geryonia proboscidalis, Mitrocoma Annae, Clytia flavescens und Laodice cruciata folgendermaßen zusammen [VII, 1, 2]:

„Die Trennung der Blastomeren bei Medusen geschah mit einer sehr feinen Stahlnadel, welche nach Art einer Lanzette geschliffen war, in dem Momente, in dem die Zellen sich am wenigsten berührten; die Zellen werden dabei gar nicht alteriert. Die Entwicklung der getrennten Blastomeren ($\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Ei von Liriope, Geryonia und Mitrocoma, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$, $\frac{1}{16}$ Ei von Clytia und Laodice) ist ganz genau in allen ihren Phasen wie diejenige des ganzen Eies. Die Furchungshöhle ist immer geschlossen und zentral und in keinem Falle sieht man während der Entwicklung der aus isolierten Blastomeren hervorgegangenen Embryonen Prozesse, welche als Regenerationsvorgänge gedeutet werden könnten. Es bildet sich endlich immer eine schwimmende Larve, aus zwei Geweben bestehend, die von jener, welche aus $\frac{1}{1}$ Ei hervorgeht, nicht unterscheidbar ist, außer in den Dimensionen.

„Bei Clytia zeigten $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Ei auch die vollständig entwickelte hydroïde Form und bei Liriope gab $\frac{1}{2}$ eine kleine runde Medusa, in welcher die vier primären Tentakel normalerweise im Kreuz angeordnet waren.

„Von $\frac{1}{8}$ Ei der Liriope (welches doch noch Material vom Ektoderm und Entoderm enthält) entwickelt sich nicht eine Larve mit zwei Geweben.

„Die Zahlen der Zellen der Larve $\frac{1}{1}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$ von Laodice und Clytia beim Beginn der Entodermbildung scheinen im Verhältnis $1 : \frac{1}{2} : \frac{1}{4} : \frac{1}{8}$ zu stehen. Nicht so bei Liriope, wo von der Larve $\frac{1}{2}$ sich das Entoderm erst beim Übergange vom 16- auf das 32-zellige Stadium ($\frac{16}{32}$ — $\frac{32}{64}$) bildet, wie dies bei der ganzen Larve der Fall ist. Dieser Unterschied zwischen den verschiedenen Medusen ist höchstwahrscheinlich durch die verschiedenen Dimen-

sionen der Furchungshöhle bedingt.“ Dieselbe ist nämlich auf dem 16-Zellenstadium des $\frac{1}{2}$ Eies von Liriope noch so klein, daß ein mechanisches Hindernis für die Einwanderung der Entodermzellen bestehen dürfte, das erst bei der Vergrößerung der Furchungshöhle auf dem folgenden Stadium aus dem Wege geräumt wird.

O. Maas (1901[1]) hat dann an den verhältnismäßig großen Eiern von Aegineta flavescens, jener Form, die wir bereits bei Besprechung des Eibaues kennen gelernt haben, weitere Versuche ausgeführt [VII, 3—5].

Diese Eier kommen in verschiedenen Größen vor, so daß Maas bemerkt, die Natur habe hier das Experiment schon selbst angestellt, ob aus verkleinerter Masse entsprechend verkleinerte Medusen hervorgehen könnten. Außer der Variabilität der Größe beobachtete er auch zwei verschiedene Furchungsmodi, indem entweder acht gleich große Blastomeren oder vier größere und vier kleinere gebildet wurden. Die Furchen zeigten durchaus keine Beziehung zur Schwerkraftsebene, ebensowenig zu der späteren Hauptachse der Meduse.

„Furchungshöhle kommt keine zustande, sondern schon während früher Teilungen geraten zuerst einige, dann immer mehr Zellen ins Innere. Diese inneren Zellen bestehen vorwiegend aus dem schaumigen, dotterhältigen Endoplasma; die oberflächlich gelegenen Zellen können zunächst noch beide Plasmasorten, Exo- und Endoplasma, enthalten, geben aber mit weiteren Teilungen immer mehr vom letzteren ab, bis schließlich ein Überzug rein exoplasmatischer Zellen hergestellt wird.“

„Diese bekommen Wimpern und die Planula, zuerst von kugeliger, dann mehr ovaler Gestalt, schwebt frei im Wasser.“ Es folgt Abflachung zur Scheibe, die Bildung einer Gallertkappe, von Tentakeln, Schirm und Mundrohr.

Wurden Eier auf dem Vier- oder Achtzellenstadium in zwei Teile zerschnitten, so fiel das Resultat verschieden aus, je nachdem hierdurch zwei aus gleichen oder zwei aus verschieden großen Zellen bestehende Haufen geschaffen wurden. Teilte Maas nämlich z. B. auf dem Achtzellenstadium Eier, die gleiche Blastomeren gebildet hatten, so entwickelten sich die aus je vier gleichen Blastomeren bestehenden Embryonen wie ganze Eier zu vollständigen, nur verkleinerten Medusen, nachdem rasch ein kugelförmiger Zusammenschluß stattgefunden hatte. $\frac{4}{5}$ aller Embryonen gelangten zur Entwicklung.

„Etwas anders verläuft das Experiment, wenn man die Isolierung an einem Material ungleicher Blastomeren vornimmt, also z. B. an einem Achtzellenstadium [VII, 5] derart, daß die vier kleinen Furchungskugeln nach der einen, die vier großen nach der andern Seite geschieden werden.

„Die vier kleinen Blastomeren teilen sich zunächst weiter, bleiben aber dabei fast in einer Ebene [VII, 5*a*]; eine Abrundung zu einem Zellhaufen tritt nicht ein, auch hören die Teilungen bald auf. Öfters weichen die Zellen gänzlich auseinander und stets gehen die gesamten Teilprodukte zugrunde. Die vier größeren Blastomeren dagegen bilden meist nach kräftiger Weiterteilung eine Morula, allerdings von sehr unregelmäßigem Gefüge und ungleich großem Material. In einer Reihe von Fällen geht die Entwicklung bis zur Wimperplanula und noch bis zu den Tentakelansätzen weiter [VII, 5*b*]; es zeigen sich aber dabei mancherlei Abnormitäten, namentlich in der Stellung der Tentakel zum Schirmrand und manchmal bleiben große, schollenartige Blastomeren noch im sonst weitergeteilten, epithelartigen Entoderm zurück. Manches davon kann sich noch ausgleichen, aber im ganzen ist das Resultat der Züchtung aus sehr großen Blastomeren, wenn auch günstiger, wie das aus kleinen, die stets eingehen, doch schlecht im Vergleiche zu den ersterwähnten Versuchen mit gleichen Teilstücken; denn hier gelangte kaum ein Viertel der Isolierungsprodukte zum Larvenstadium."

„Ähnlich verhalten sich auch die Ergebnisse, wenn man an ungleichem Material die Teilung so vornimmt, daß auf jedes Produkt zwei kleinere und zwei größere Blastomeren entfallen. Es kann dann zur Abrundung, zur Schichtenbildung und noch zu weiteren Stadien kommen, aber es ist nicht, wie bei der Isolierung gleicher Zellen, die Regel und die Produkte sind bedeutend unregelmäßiger und verzerrter."

Es gelang Maas ferner, mittels wiederholtem Herein- und Hinaustreiben durch eine Pipette mit weiter Öffnung eine Auseinanderziehung der Furchungszellen, bis dieselben bloß mehr eine einzige einer Fadenalge ähnliche Zellreihe bildeten, zu erzielen [VII, 6]; dieselben schlossen sich wieder zu Kugeln und entwickelten sich normal weiter, obzwar die sekundäre Anordnung der Furchungskugeln von der primären bedeutend abweichen konnte. Bei allen Versuchen richtete sich die Verteilung des Exo- und Endoplasmas nicht nach den einzelnen Furchungs-

kugeln, sondern nach der Lage am Ei, indem die an die Außenwelt grenzenden Oberflächen Ektoplasmaüberzug erhalten, nicht aber die Grenzwände zwischen zwei Zellen.

Diese der Lage entsprechende Neuverteilung der die Keimblätter bestimmenden Substanzen ist jedenfalls für die Möglichkeit der Entstehung von verkleinerten Ganzbildungen bei den Hydroïdpolypen verantwortlich zu machen. Bei denjenigen Aegineta-Eiern, wo inaequale Furchungskugeln vorkommen, ist der relative Mangel an Endoplasma bei der Mikromerenhälfte, der entsprechende Mangel an Ektoplasma bei der Makromerenhälfte für den Entwicklungsstillstand entscheidend.

Weniger klar scheint es mir, warum eine aus Mikro- und Makromeren bestehende Eihälfte noch ziemlich ungünstige Resultate liefert; vielleicht liegt ein Mangel an Umordnungsfähigkeit der beiden Substanzen vor, wofür die Verzerrung und Unregelmäßigkeit des Endproduktes sprechen würde, möglicherweise sind aber auch bereits weitere ungleiche Aufteilungen vorhanden, die dem Auge des Beobachters noch nicht sichtbar sind.

Bei Clytia flavidula (= Phialidium flavidulum) erhielt Maas (1905) noch aus zerschnittenen Planulae verkleinerte Ganzbildungen; die auftretenden Unregelmäßigkeiten führt er darauf zurück, daß auf späteren Stadien das Ektoplasma die freigelegten Flächen nicht mehr leicht und allseitig umkleidet.

Aus zerschnittenen Eiern verschiedener Entwicklungsstadien von Pennaria tiarella erhielt Chas. W. Hargitt (1905) ebenfalls verkleinerte ganze Hydroidpolypen.

Unter den Skyphozoen liegen bloß einige Angaben von E. B. Wilson (1903[2]) über die zu den Korallen (Anthozoen) gehörige Seefeder (Renilla) vor [VII, 7—9]. Derselbe zerschnitt Eier auf verschiedenen Stadien zwischen Eiablage und Furchung und erhielt verkleinerte Ganzbildungen [VII, 7], die sich mit gleicher Geschwindigkeit wie normale Eier entwickelten und deren Blastomerensumme je der normalen Blastomerenzahl eines Eies entsprach. Renilla weist die Merkwürdigkeit auf, daß normalerweise eine 3—5malige Kernteilung eintritt, ehe eine Durchschnürung des Plasmaleibes nachfolgt, dann aber ein simultaner Zerfall in 8—16 Blastomeren stattfindet. Wurden die Eier vor Eintritt der Kernteilungen zerschnitten, so konnte nur ein Stück, nämlich das kernhaltige, sich weiterentwickeln; in die kernlosen scheinen die Spermatozoen nicht noch einmal eindringen zu

können. Auf den späteren Stadien mit bereits geteiltem Kerne können sich mehrere verkleinerte Embryonen aus einem Ei entwickeln, indem offenbar jedes Stück einen Kern enthalten kann. Auch noch ein Viertel des Eivolumens treibt zu gleicher Zeit wie das ganze Ei die ersten zwei Knospen und läßt wie dieses die Blumentierkolonie aus sich hervorgehen [VII, 9]. Weiter konnten auch die normalen Embryonen nicht aufgezogen werden.

2. Rippenquallen (Ctenophora).

Ein Gegenstück zu den Hydroïdpolypen bilden die Ctenophoren in dem Verhalten ihrer Eier.

Übereinstimmende Versuche liegen von Chun (1892), Driesch und Morgan (1895), Fischel (1897 ,1898) und Ziegler (1898) vor.

Die normale Entwicklung, unabhängig von der Schwerkraft, nimmt folgenden Verlauf [VIII, 1]. Das Ei besitzt eine Rindenschicht (Ektoplasma) und ein aus durchsichtigen Dotterkugeln bestehendes Endoplasma; der Kern liegt nahe der Peripherie. Die erste Furche beginnt an der Kernseite durchzuschneiden und teilt das Ei in zwei gleiche Teile. Die zweite Furche steht senkrecht auf der ersten, so daß die Blastomeren des Vierzellenstadiums ebenfalls gleich groß ausfallen. Die dritten Furchen teilen die vier Blastomeren in ungleiche Teile, indem jedes Blastomer zunächst am Kernpole eine kleinere Zelle abzuschnüren scheint, dann aber die Furche immer mehr vom Kern wegwandert, was durch Überströmen von Dottersubstanz ans dem gegenüberliegenden Eiteile erfolgt, bis schließlich gerade an dem protovegetativen Eipole etwas kleinere Zellen zur Abschnürung gelangen.

Die acht Blastomeren liegen dann in zwei etwas gekrümmten, parallelen Reihen nebeneinander, indem die kleineren Zellen die äußeren Flankierungen bilden. Es sind zwei Symmetrieebenen vorhanden:

1. Die Ebene, welche die beiden parallelen Reihen trennt, die T-(Trichter- oder Tentakel-)Ebene und

2. die Ebene, welche senkrecht zu jener beide Reihen in je eine große und eine kleinere Blastomere zerlegt, die M-(Magen-) Ebene.

Die Magenebene entspricht (nach Chuns Trennungsexperimenten und bestätigenden Befunden von Ziegler und Fischel) der ersten Furche, die Tentakelebene der zweiten Furche.

Auf das Achtzellenstadium folgt eine Bildung von sehr kleinen Zellen, Mikromeren, wobei wieder die Furche zunächst dem prot-animalen Pole näher eingreift, endlich aber die Mikromere am vegetativen Pole zur Abschnürung gelangt. Weiterhin entstehen neue Mikromeren durch Abschnürung seitens der Makromeren und durch (oft inaequale) Teilungen der bereits vorhandenen Mikromeren. Auch die Makromeren erfahren zeitweise eine Vermehrung, haben jedoch ein viel langsameres Teilungstempo und werden von den rasch sich vermehrenden Mikromeren umwachsen; dabei sieht man in den Diagonalebenen des Embryo vier Streifen aus sehr kleinen Ektodermzellen differenziert, welche die Rippenpaare der Ctenophorenlarve aus sich hervorgehen lassen; dieselben konvergieren gegen den Mikromerenpol, wo sich ein Scheitelorgan, das Sinnesfunktionen versehen soll, ausbildet, während nach gänzlicher Umwachsung der Makromeren, die nach Abspaltung von Mesoderm bloß Entodermzellen liefern, ein ektodermales Schlundrohr an dem dem Scheitelpole gegenüberliegenden (also ursprünglich animalen!!) Pole sich einsenkt und das Entoderm in zwei Teile zerlegt, da es in einer Ebene eine große Ausdehnung gewinnt; es ist dies die „Magenebene“, so benannt, weil das Schlundrohr auch als Magen bezeichnet wurde. Das Schlundrohr führt später in einen transversal gestellten Zentralmagen oder Trichter, nach welchem die Trichterebene benannt ist; da bei vielen Formen, den „tentakulaten Ctenophoren“ (Eucharis, Bolina u. v. a.) auf späteren Stadien zwei lange (ektodermale) Tentakel in derselben Ebene (dem Scheitelpole näherstehend) auftreten, führt sie auch den Namen „Tentakularebene“. Das Entoderm bildet vier, durch Magen- und Trichterebene getrennte „Taschen“ aus.

Am befruchteten, aber noch ungefurchten Ei von Beroë ovata konnte Fischel (1903) durch Abschnittversuche feststellen, daß vier Zonen vorhanden sind, welche aus sich je durch Selbstdifferenzierung Mesoderm oder Rippen, Ektoderm oder Entoderm hervorgehen lassen.

Werden die ersten Blastomeren des Ctenophoren-Eies isoliert, so entsteht aus jeder der zwei Furchungszellen eine Ctenophore, die bloß die Hälfte der normalen Achtzahl von Wimperstreifen besitzt, also vier. Solche Larven sind zuerst von Chun an den Tentakulaten Eucharis und Bolina beobachtet worden. Sie treten in der freien Natur nach Stürmen auf und Chun vermutete

daher ihre Entstehung aus zerschüttelten Eiern; Isolierungsversuche ergaben die Richtigkeit dieser Vermutung. Sehr leicht lassen sich die Blastomeren bei der nuden Ctenophore Beroë ovata, deren Eier 1·2 *mm* im Durchmesser besitzen, mittels einer scharfen Nadel trennen (Driesch und Morgan 1895, Ziegler 1898) [VIII, 2].

Durch Einklemmen der Eihaut zwischen die Blastomeren kann ferner nach Fischel innerhalb der unverletzten Hülle die Entwicklung mehrerer Embryonen erzielt werden [VIII, 4].

Auch nach den weiteren Teilungen können entweder einzelne oder Gruppen von Blastomeren isoliert und eine entsprechende Anzahl von Embryonen aus einem Ei erhalten werden.

In allen Fällen ist das Ergebnis bezüglich der Ausbildung der einzelnen Organe ein analoges; jeder Teilembryo besitzt den auf den betreffenden Eiteil entfallenden aliquoten Teil an Rippen, indem von jeder Blastomere nicht mehr Mikromeren gebildet werden, als sie auch am ganzen Ei gebildet hätte, und jeder ursprünglichen Blastomere eine Wimperreihe wie normalerweise ihre Entstehung verdankt. Die unbedingte Verantwortlichkeit einzelner Mikromeren für die Bildung von Wimperplättchen läßt sich durch Verlagerung von Blastomeren entweder mittels Druck im Durchströmungskompressorium oder durch Faltenklemmung nachweisen, indem überall dort, wohin eine ursprüngliche Mikromere hingelangt ist, auch ein Wimperstreifen auftritt [VIII, 3]. Werden auf späteren Stadien, wo die ursprüngliche Mikromere sich bereits weitergeteilt hat, Verlagerungen oder auch Trennungen ausgeführt, so können die Wimperplättchen eines Wimperstreifens an verschiedene Orte gelangen, so daß man annehmen muß, daß auch besondere Mikromeren für jedes Wimperplättchen vorhanden sind.

Sehen wir uns eine aus der Isolierung der zwei Zellen des Zweizellenstadiums hervorgegangene Larve, die also vier Wimperstreifen besitzt, genauer an, so bemerken wir, daß sie eine konvexe und eine ebenere Seite besitzt; letztere ist jene, mit der sie ursprünglich der andern Blastomere anlag; auch liegen die Wimperstreifenpaare nicht in ganz gleichen Abständen längs der Zellperipherie, sondern lassen einen größeren Spielraum an der flachen Seite zwischen sich; es hat also keine vollkommene Regulation der äußeren Gestalt stattgefunden. Eine reine Halbbildung stellt $\frac{1}{2}$ Larve aber auch nicht dar; zunächst hat das Ektoderm nicht bloß die konvexe, sondern auch die flachere

Seite umwachsen; das Scheitelorgan hat seine Form reguliert, aber ist der Masse nach halb; das Schlundrohr (der sogenannte Magen) entspringt zwar an dem dem Scheitelorgan entgegengesetzten Rande der flacheren Seite (also an der normalen Stelle des ganzen Eies), steigt aber dann nicht gerade in die Höhe, sondern schief gegen den regulierten Scheitelpol zu; dadurch wird von einer der in der halben Normalzahl (vier) angelegten, also zwei Entodermtaschen ein kleiner der flacheren Seite anliegender Raum abgeschnitten (Fischel), der von Driesch und Morgan als „dritte, kleinere Entodermtasche" beschrieben worden war. Was mehr als normal geleistet wurde, nämlich die vollkommene Ektodermumkleidung, die Regulation des Scheitelorganes, das geschlossen ins Innere aufsteigende, statt offen an der Schnittfläche verlaufende Schlundrohr und die hierdurch bedingte „dritte" Entodermtasche, läßt sich ungezwungen auf den anorganischen Faktor der Oberflächenspannung, welche halboffene Gebilde nicht bestehen läßt, zurückführen, wobei noch taktische Reize der verschiedenen Zellgruppen gegeneinander mitwirken könnten, z. B. beim Überwachsen durch die Ektodermzellen, das solange stattfindet, als die Mikromeren längs unterliegender Entodermzellen gleiten können, oder beim Eindringen des Schlundrohres, das allseitig mit Entoderm in Berührung zu treten strebt.

Ganz analog den Larven aus halben, verhalten sich Larven aus geringen Bruchteilen des Blastomerenmateriales.

Durch symmetrische Verlagerung der Mikromeren können auch in einem Ei regelmäßige Doppelbildungen erzielt werden (Fischel 1898). Werden z. B. durch Druck mittels einer feinen Pinzette oder eines Messerrückens die Blastomeren des Sechzehnzellenstadiums gegen die Magenebene so verlagert, daß nunmehr die Makromeren zu beiden Seiten dieser Ebene einander den längeren, statt des kürzeren Durchmessers zukehren, wodurch die Mikromeren weiter auseinander gerückt werden, so wird von jeder der auseinandergedrängten Mikromerengruppen ein Scheitelpol mit vier Wimperstreifen gebildet, während ein einziger Darm von der Mitte des entgegengesetzten Poles aufsteigt.

Überblicken wir die Versuche an Ctenophoreneiern, so müssen wir die Entwicklung derselben als eine Selbstdifferenzierung der einzelnen Blastomeren bezeichnen.

Ein Bruchteil des Blastomeren läßt nur den aliquoten Teil

an Differenzierungen aus sich hervorgehen; die Regulation während der larvalen Entwicklung erstreckt sich bloß auf eine unvollkommene Abrundung und Schließung, nicht aber auf eine Ergänzung von Organen der Masse oder Zahl nach.

Chun (1892) beobachtete an den Halblarven (Eucharis, Bolina) Geschlechtsreife. Derselbe Forscher hatte nämlich unter dem Namen „Dissogenie“ die merkwürdige Erscheinung beschrieben, daß die Ctenophoren zum ersten Male als Larven und dann zum zweiten Male nach Vollendung ihrer Metamorphose geschlechtsreif werden können.

Nach der Verwandlung zeigten sich bei Chuns Halblarven Beginne von Regeneration der fehlenden Hälfte [VIII, 5]. An Beroë gelang die Aufzucht bis zu diesen Stadien noch nicht. Zerschnittene Imagos dieser Gattung zeigen keine Spur von Regeneration, obzwar sie lange am Leben bleiben können (Eimer).

3. Stachelhäuter (Echinodermata).

Die ersten Stadien der Echinodermen-, namentlich der Seeigeleier, haben wir bereits als Paradigmen für eine regelmäßige Furchung kennen gelernt [I, 2—9, IX, 1—6]. Auf eine holoblastische Furchung folgt eine typische Invaginationsgastrula. Während der Einstülpung des Entodermes lösen sich von dem blinden Ende desselben einzelne Zellen los, die als Mesenchym an bestimmte Orte sich begeben und eine bilateral-symmetrische Anordnung erreichen. Am animalen Pole bildet sich ein Wimperschopf. Vom Entodermrohre werden zwei Coelomsäcke abgegliedert; der Blastoporus wird zum After, der Darm gliedert sich in drei hintereinander gelegene Abschnitte und bricht an einer Seite unterhalb des Wimperschopfes als Mund durch; rings um denselben grenzt sich durch Ausbildung von Wimpern ein flach eingesenktes, viereckiges „Mundfeld“ ab.

Inzwischen haben zwei Gruppen von Mesodermzellen („Kalkbildner“) ein Kalkskelett zu entwickeln begonnen, das aus langen Nadeln besteht und (beim Seeigel) mit je einem Stabe in vier armartige Erhebungen hineinwächst, die sich an den Ecken des Mundfeldes ausbilden. Die weitere Entwicklung verläuft bei den verschiedenen Klassen der Echinodermen verschieden, indem zuerst eine für jede Klasse typische schwimmende Larve (Seeigel — Pluteus, Seestern — Bipinnaria, Seewalze — Auricularia u. s. f.) hervorgeht, die später eine komplizierte

Metamorphose zu den bodenbewohnenden Imaginalformen durchmacht. Auf eine Ausführung dieser Differenzierungen können wir jedoch hier verzichten, weil keinerlei experimentelle Untersuchungen darüber vorliegen.

Um so gründlicher sind die ersten Stadien durch Experimente unserem Verständnisse nähergebracht worden. Driesch brachte Eier von Echinus eine halbe Stunde nach erfolgter Besamung in 30$^0/_0$ verdünntes Seewasser, wodurch die ersten zwei Blastomeren gelockert werden (1893, 1896) und senkrecht zur ersten Furche gedehnte Larven entstehen. Es zeigte sich bei der Weiterentwicklung, daß diese Dehnungsebene meist mit der späteren Median-(Symmetrie-)Ebene des Pluteus übereinstimmt, also die erste Furche auf dieser senkrecht steht, eine vordere und hintere Blastomere scheidend.

Ausnahmsweise scheint die erste Furche äquatorial zu verlaufen, also vegetative und animale Blastomere zu scheiden, niemals wurde Zusammenfallen der ersten Furche und Medianebene beobachtet. Die ersten Furchungszellen sind einander (wenigstens bei den Eiern mit typischer Furchung) vollständig zu vertreten imstande.

Wird eine der ersten Furchungszellen durch Schütteln isoliert (Echinus microtuberculatus — Driesch 1891, Sphaerechinus — Driesch 1891, Morgan 1895[3], Strongylocentrotus lividus — Zoja 1895), so furcht sie sich als Halbbildung, erzeugt aber ein ganzes Individuum (Gastrula, Pluteus) mit halber Zellenzahl [IX, 9]. Analog verhalten sich gesonderte Zellen des Vierblastomerenstadiums, indem zwar eine aliquot verringerte Zellenzahl, aber die für das ganze Ei normale Anzahl von Organen (die also aus weniger Zellen gebildet werden!) zustande kommt [IX, 8]. Mit der dritten typischerweise äquatorialen Furche, die eine Trennung des animalen und vegetativen Materiales durchführt, werden jedoch aus isolierten Blastomeren bloß entweder die animalen oder die vegetativen Organe voll ausgebildet [IX, 7].

Auf dem Sechzehnzellenstadium besteht die normale Larve aus vier Mikro- und vier Makromeren an der vegetativen, acht Mesomeren an der animalen Hälfte des Eies. Bei der Gastrulation liefern die Mikromeren das Mesenchym, die Mesomeren das Ektoderm, die Makromeren das Entoderm. Werden auf dem Sechzehnzellenstadium die vier Mikro- und die vier Makromeren (die eigentliche „vegetative“ Hälfte) von den acht Mesomeren getrennt,

so unterscheiden sich die aus letzteren hervorgegangenen Larven durch außerordentlich lange Cilien und das Fehlen des Darmes von denen der vegetativen Hälfte, die der niederen typischen Ektodermdifferenzierungen entbehrt [IX, 1*a*, *c*]. Es ist ein Beweis für den Wert der experimentellen Methode, daß Driesch nach den Ergebnissen der Zertrennungsversuche den bislang unrichtig bestimmten Polen die richtige Deutung gab, was später durch Boveris (1901) Wiederauffindung des orangeroten Pigmentringes bei Strongylocentrotus lividus, der nun eine direkte Zurückführung auf die Pole der Ovocyte gestattete, eine glänzende Bestätigung erfuhr. Die Darmbildung setzt stets an dem „vegetativsten" Teile einer zerstückten Larve ein. Während isolierte einzelne $\frac{1}{16}$-Blastomeren keinen Embryo mehr zu erzeugen vermögen, sind noch Stücke späterer Stadien, wenn sie mehr Masse enthalten, dazu imstande (Morgan 1901).

Blastulae zerschnitten (Sphaerechinus, Asterias — Driesch 1895[2]) oder zerschüttelt (Morgan 1895[4]) bilden kleine ganze Gastrulae; Gastrulae zerschnitten (Driesch 1895[2]) können verkleinerte Abbilder der ganzen Pluteï von Sphaerechinus und Bipennarien von Asterias bilden.

„Wenn die Mesenchymzellen der Echinidenblastula nach ihrem Austritte aus dem Mutterboden durch Schütteln an durchaus anomale Orte der Larve gebracht werden, wandern dieselben gleichwohl alle oder fast alle an die für ein entsprechend späteres Stadium der Ontogenese normalen Orte hin." (Driesch 1896[2].) Resultat ist ganz normale Entwicklung. Es kann daraus geschlossen werden, daß auch normalerweise die Wanderung der Mesenchymzellen durch einen taktischen Reiz ihrer Nachbarzellen in ihre definitive Lage gelangen, vielleicht durch „Chemotaxis" (Herbst).

Nach Vollendung der Mesenchymbildung zerschüttelte Eier (Echinus — Morgan 1895[4]) bilden abweichende Larvenformen infolge mangelnden Skelettes; auf den ursächlichen Zusammeng wird gelegentlich der Abhängigkeit der Entwicklung von äußeren Faktoren eingegangen werden.

Zerschnittene Embryonen, welche die Mesenchymbildung vollendet haben und im Beginne der Darmbildung stehen (Sphaerechinus granularis, Echinus microtuberculatus, Asterias glacialis) sind, wenn sie weder Darm- noch Mesenchymzellen aufweisen, zwar die Wunde zu schließen, die Form zu regulieren und ekto-

dermale Organe in typischer Weise zu bilden imstande, können aber die entfernten Organe nicht abermals bilden (Driesch 1895[2]) [IX, 2*a*, *c*].

Isolierte Archentera entwickeln sich nicht weiter (Morgan 1895[4]); Larven, die den abnormal ausgestülpten Urdarm verloren haben, können ihn nicht wiedererzeugen (Driesch 1892). Der sekundäre Urdarm ist nach Entfernung der Coelomsäcke nicht mehr imstande diese nochmals zu bilden (Driesch 1895[2]); war nämlich bei Operationen an Sphaerechinus-Gastrulis einer der beiden Dreistrahler, welche die Anlagen des Skelettes darstellen, entfernt, so wurde das Skelett des von ihnen gelieferten Pluteus nur einseitig ausgebildet [IX, 4*b*]. Auf die Mechanik der Skelettbildung und über deren Neubildung wird wieder an einer späteren Stelle einzugehen sein.

Die anfängliche Vertretbarkeit der Blastomeren untereinander, die später parallel der Differenzierung immer mehr abnimmt, läßt sich außer durch Zerschneidung oder Zerschüttelung auch noch durch andere technische Methoden beweisen: Loeb (1894) wandte Konzentrationserniedrigung des Mediums an und dies war eigentlich die älteste Methode, welche bei den Seeigeln zur Anwendung gelangte.

Zusatz von 20—25% Süßwasser vermag bei Echinus- und Sphaerechinuseiern keine ernstliche Alteration der Entwicklung herbeizuführen (Herbst 1897); noch stärkere Verdünnung (100%, Arbacia) veranlaßt aber osmotische Zerreißung des Embryos (Loeb 1894).

Wird eine solche Teilung auf dem Zweizellenstadium durchgeführt, so steht die Zerreißungsebene in keinem besonderen Verhältnisse zur ersten Teilungsebene. Trotzdem entwickeln sich Extra- und Intraovat wie ganze Eier [IX, 11]. Nach Boveris Befunden an Strongylocentrotus ist jedoch zu erwarten, daß die Teilprodukte doch von allen Eizonen etwas erhalten haben müssen, um sich vollständig zu entwickeln, daß also eine vollständige „Isotropie“ des Eies doch nicht besteht.

Bis zum 32-Zellenstadium können Extra- und Intraovate durch verdünntes Seewasser provoziert werden und entwickeln sich nachher zu vollständigen Blastulis und, wenn sie wenigstens $\frac{1}{8}$ der Eimasse enthalten, zu Pluteïs. „Bringt man Eier, die eben ins Blastulastadium getreten sind, in verdünntes Seewasser, so platzt die Membran und ein Prolaps der Blastula findet statt.

Dagegen konnte sich Loeb davon nicht überzeugen, daß die Wand der Blastula jemals platzte. „Brachte man das Ei in normales Seewasser zurück, so nahm die Blastula wieder Kugelform an.“ Aus diesen Blastulae entwickelten sich immer nur einfache Embryonen.

Herbst (1897) erhielt mehrere Larven aus einem Ei bei Zusatz von 6 *g* Kaliumbromid (KBr) zu 1000 cm^3 Meerwasser, auch bei Kaliumjodid (KJ), Natriumbromid (NaBr), salpetersaurem Natron ($NaNO_3$); in zwei Kulturen von vier Teilen Meerwasser und einem Teile 3% Kaliumchlorid (KCl) fanden sich eine Anzahl von je zwei Blastulae in einer Eihülle, zusammenhängend oder getrennt, wahrscheinlich ebenfalls osmotische Trennung.

Wird auf Eier während der Furchung mit dem Deckglase (bei untergelegter Schweinsborste) ein Druck ausgeübt, so kehren bei unversehrter Membran die plattenförmigen Achterstadien (Seeigel — Driesch 1892) und Sechzehnerstadien sofort in die Kugelform zurück, wenn mit dem Drucke nachgelassen wird, wobei aber die Zellen und Spindeln anders gelagert sind. Bei Platzen der Eimembran wird erst bei der nächsten Teilung eine zweite Schicht gebildet.

Normale Pluteï können in allen diesen Fällen entstehen. Werden Eier (Arbacia pustulata — Morgan 1894) auf dem Vierzellenstadium einem Drucke ausgesetzt, so orientiert sich die erste und zweite Furche vertikal; auch die dritte Furche steht (normal) vertikal; wird dann um 90° rotiert und abermals Druck ausgeübt, so erfolgt seitliche Mikromerenbildung.

Wird Echinus microtuberculatus im Achtzellenstadium etwa eine Minute lang ziemlich stark geschüttelt, so liegen die Furchungszellen alle in einer Ebene (Driesch 1896[3]); trotzdem können normale Pluteï resultieren. Jedoch ist bei allen Verlagerungsversuchen notwendig, daß die Mikromeren schließlich wieder zusammen zu liegen kommen, wenn bloß ein vegetativer Pol entstehen soll.*)

Nicht nur durch Trennungs- und Verlagerungsversuche ist die Fähigkeit der Regulation zum einheitlichen Ganzen bei den Echinodermeneiern nachgewiesen worden, es ist auch gelungen, aus zwei Eiern durch Verschmelzung in manchen Fällen

*) Sonst entstehen so viel vegetative Pole, als Mikromerengruppen getrennt sind.

doppeltgroße, weil aus doppelter Zellenzahl bestehende, aber einheitliche Embryonen zu erhalten [IX, 13]. Morgan (1895[1]) ließ Eier von Sphaerechinus, die durch Schütteln zwei Minuten nach Besamung ihrer Membran beraubt waren, einen Fuß tief in eine Schüssel Seewasser fallen, wo sie am Grunde miteinander verklebten. Auf dem Blastulastadium erfolgte Verschmelzung; meist fanden zwei Darmeinwucherungen statt, es konnte aber die eine die andere im Wachstum überholen und um erstere als Zentrum formt sich dann die ganze (doppelte) Wandung zu einer einzigen Larve um. Ein Skelett reicht durch die ganze Länge einer solchen Larve; das Rudiment eines zweiten Skelettes kann auch vorhanden sein.

Driesch (1900[1]) schüttelte 3—5 Minuten nach Zusatz des Samens Eier von Echinus oder Sphaerechinus mittelstark 30 mal in einem kleinen Glase und brachte sie zehn Minuten nachher in alkalisches, kalkfreies Seewasser, dem sechs Tropfen $\frac{1}{2}$ % Natronlauge auf 20 *cm*³ (nach Herbst) zugefügt waren; es verschmolzen 20 unter je 1000 Eiern. Nur früh verschmelzende konnten Einheitsbildungen ergeben, die anderen lieferten verschiedenartig verwachsene Doppelbildungen. Doch dürfte neben der Verschmelzungszeit auch noch die Richtung der Eiachsen zueinander ausschlaggebend sein, indem eine völlig einheitliche Verschmelzung bloß bei paralleler Orientierung der Eiachsen eintreten dürfte (Boveri).

Schließlich hat Garbowski (1904[1]) unter Kombination der verschiedenen Methoden Transplantationen von Blastomeren ausgeführt. Von zerschnittenen Keimen (Psammechinus miliaris) wurden Teilstücke intravital mit Neutralrot gefärbt, das keine Schädigung der Larven mit sich bringt [IX, 12]. Diese und ungefärbte oder mit einem andern Farbstoffe, Methylenblau, Phenylenbraun, gefärbte Teilstücke wurden durch Absetzen in einer langen Bürette unter hohem Wasserdrucke oder auch durch direktes Zusammenpressen der Teilstücke mit Stecknadelglasköpfen zum Verschmelzen gebracht.

Solche aus Blastomeren zweier oder mehrerer Individuen zusammengesetzte Embryonen konnten sich unter mannigfaltigen Regulationserscheinungen, auch wenn sie Eiern verschiedener Altersstadien angehörten, zu einheitlichen Pluteïs entwickeln. Die Mikromeren konnten fehlen und trotzdem Mesenchym gebildet werden; es ist daraus zu entnehmen, daß auch die übrigen vegetativen Zellen (die Makromeren bei Strongylocentrotus) Mesenchym zu bilden imstande sind.

4. Würmer (Vermes) und Molukkenkrebs (Limulus).

Unter den gemeiniglich als „Würmer“ zusammengefaßten Tierformen sind bisher fünf auf das Lokalisationsproblem hin untersucht worden: die Nematode Ascaris megalocephala oder Pferdespulwurm, die Nemertine Cerebratulus, ferner die Anneliden Nereïs, Lanice und Chaetopterus.

a) Rundwürmer (Nematoda).

Von der normalen Beziehung der einzelnen Blastomeren von Ascaris zu den späteren Organen und Körperseiten gibt Zur Strassen (1896) zunächst folgende Schilderung, die sich auf Boveris und seine eigenen Befunde stützt [X, 1—6].

„Das Ei von Ascaris megalocephala zerfällt durch die erste Teilung in zwei untereinander liegende Zellen, die sich sowohl nach ihrer prospektiven Bedeutung, als auch in der Art und Weise ihrer Entwicklung wesentlich unterscheiden. Aus der unteren kleineren Zelle geht die Mehrzahl der Organsysteme hervor, nämlich die Geschlechtsanlage, das Mesoderm, der gesamte Verdauungstraktus und ein Teil der Körperbedeckung. Diese untere, auf die Bauchseite und das Hinterende beschränkte Zellfamilie klüftet sich in sehr ungleichförmigem Rhytmus, aber alle ihre Abkömmlinge sind bis in späte Furchungsstadien nach ihrer gegenseitigen Lagerung und der Beschaffenheit ihrer Kerne scharf charakterisiert. Demgegenüber liefert die obere größere Zelle in gleichmäßig fortschreitender Entwicklung ein einziges Organ, das „Ektoderm“. Als solches bezeichnen wir nach ihrer allgemeinen Lage die zur Ausbildung kommende, zuletzt haubenförmig gekrümmte Zellplatte, die den weitaus größten Teil der Keimblase für sich in Anpruch nimmt, nämlich den ganzen Rücken- und die Seitenteile; ventral und am Hinterende steht sie mit den Derivaten der unteren Furchungskugel in Verbindung und umhüllt sie zum Teil.“

„Den wertvollsten Inhalt der Arbeit [von Boveri — Ref.] jedoch bildet die schöne Entdeckung, daß die von Weismann theoretisch geforderte Scheidung von Keimzellen und Soma bei Ascaris verwirklicht ist. Schon nach wenig Generationen [von Zellen — Ref.] sondert sich die Urgeschlechtszelle. Ihre Genealogie, die Keimbahn, bezeichnet innerhalb des Ganzen einen Stamm, von dem aus die verschiedenen Ursomazellen mit ihrer Nachkommenschaft als ebenso viele Seitenlinien hervorsprossen. Nur

die Keimbahnzellen behalten den ursprünglichen Typus der Karyokinese bei und vererben ihn so auf die Geschlechtszellen des heranwachsenden Wurmes; in den Ursomazellen dagegen entledigt sich der Kern eines bestimmten Teiles seines Chromatins, um fortan in allen Mitosen des Körpers einem neuen, gänzlich abweichenden Modus zu folgen." („Kerndiminuition.")

Da die Eier von Ascaris normalerweise von einer glasartig harten Schale umschlossen werden, die keine Verlagerungen des Eiinhaltes zuläßt, anderseits aber bei Durchschneidung derselben der Eiinhalt ausfließt und zugrunde geht, so konnte eine Isolation von Blastomeren auf direktem Wege nicht erreicht werden. Durch die Ausnutzung einer Reihe von glücklichen Umständen ist es Zur Strassen dennoch gelungen, auch über die prospektive Potenz der Blastomeren bei Ascaris Auskunft zu erhalten. Der erste günstige Umstand (vgl. 1898), ist das Auftreten von Rieseneiern [X, 7], die aus der Verschmelznng von zwei oder mehr Eiern noch im mütterlichen Organismus zustande kommen. Manche Weibchen besitzen zur Bildung solcher Riesen auch unter normalen Umständen größeren oder geringeren Hang; jedenfalls können aber durch Kälte Eier in beliebiger Menge zur Verschmelzung gebracht werden. Unter der Einwirkung der Kälte werden nämlich die glasartigen Eischalen weich und gelatinös; es bilden sich kanalartige Verbindungen zwischen den dicht aneinanderliegenden Eischalen aus und das Plasma geht unter eigentümlichen Strömungserscheinungen ebenfalls eine Verbindung ein. Verschmelzen die Eier auf frühen Stadien, so entstehen elliptische oder schwach-sanduhrförmige Riesen, die sich der Besamung gegenüber ganz wie ein Ei verhalten, nämlich bloß einem Spermatozoon den Eintritt gestatten; hingegen lassen bereits beschalte, ältere Eier zwei oder mehr Spermatozoen zu und gehen oft, ebenso wie bereits vor der Verschmelzung besamte, unter den bekannten Polyspermie-Polyasteren zugrunde. Manche entwickeln sich jedoch weiter und liefern totale oder partielle Zwillingsbildungen, indem zwei Embryonen mit gleichsinnigen Polen aneinandergewachsen sind und wahrscheinlich aus einer ursprünglichen simultanen Vierteilung stets die doppelte Zellenzahl in symmetrischer Anlage gebildet wurde. Die normal besamten Doppelbildungen können hingegen vergrößerte Einfachbildungen liefern, die in jeder Beziehung — mit Ausnahme der Zellengröße [X, 8] — also in Zellenzahl, Kerndiminuitionsverhältnissen, Gestalt, Entwicklungsdauer und

Lebensfähigkeit, mit normalen Einzelembryonen übereinstimmen. Die Entwicklung geht bis zur vollständigen Ausbildung des Wurmes weiter.

Der zweite glückliche Zufall ist die mehr oder weniger große Einengung im Raume, welche die Rieseneier durch die längliche Sauduhrgestalt der Schale erfahren, besonders wenn die Längsachsen der Eier unter fast rechtem Winkel aneinanderstoßen [X, 9]. Dies gab Zur Straßen (1903[2], 1906) Gelegenheit nachzuweisen, daß die Blastomeren in aktiver Weise an ihren vorbestimmten Ort zu gelangen suchen und dies meist zu erreichen wissen, wenn auch die äußeren und namentlich ihre gegenseitigen Druckverhältnisse geändert sind. Bei den rechtwinklig abgebogenen Riesengebilden kommt es dabei oft vor, daß bei starken Bewegungen einzelne Eiteile einen Engpaß nicht zu durchwandern vermögen und abreißen. Solche isolierte Blastomerengruppen entwickeln sich nur zu jenen Teilen eines Embryos, denen die betreffenden Blastomeren an dem ganzen Embryo den Ursprung gegeben hätten [X, 10].

b) Schnurwürmer (Nemertina).

Die Nemertinen der Gattung Cerebratulus haben Eier, die direkt zerschnitten werden können. Die normale Entwicklung von Cerebratulus lacteus ist von E. B. Wilson geschildert worden, der auch die ersten Versuche mit denselben vornahm. Die erste Furche zerlegt das Ei in zwei gleichwertige Teile (rechte und linke Körperseite). Die weiteren Furchungsstadien verlassen durch eine Verschiebung der Blastomeren die vollkommene Symmetrie, besitzen also ebenso wie Ascaris eine „Spiralfurchung“. Es entsteht eine „Pilidiumlarve“, die am animalen Pole ein langes Apikalorgan, am entgegengesetzten (der ursprünglichen Einpflanzungsstelle des Eies) einen Darm und zwei bewimperte Lappen (ciliate Loben) ausbildet.

Wurde die peripher vom Kerne gelegene animale Kuppe während des Verschmelzens von Samen- und Eikern oder während der ersten Furche abgeschnitten, so erhielt N. Yatsu (1904) trotzdem vollständige Pilidien mit Scheitelorgan [XI, 1]: der für dieses Organ maßgebende Plasmastoff muß sich also noch weiter ringförmig gegen den Äquator hin erstrecken. Hierfür sprechen auch die bei dieser Operation nicht selten auftretenden Doppelbildungen [XI, 1 *d*] von Apikalorgan und Enteron.

Werden während der ersten Furche die zwei Eihälften auseinandergeschnitten, so ist jede Hälfte, ebenso wie halbierte Eier auf früheren Stadien, ein verkleinertes, aber sonst vollständiges Pilidium zu bilden imstande; doch ist der Furchungsmodus verschieden, indem mit fortschreitendem Alter zur Zeit der Operation der Weg der Furchung nach Art eines verkleinerten Ganzeies immer mehr verlassen und der einer Hälfte eines Eies immer mehr eingeschlagen wird (Ch. Zeleny 1904[5]: Cerebratulus marginatus) [XI, 2—4]. „Isolierte Blastomeren des Zwei- oder Vierzellenstadiums furchen sich nicht wie ganze Eier, sondern typisch so, wie wenn die verloren gegangenen Blastomeren noch vorhanden wären . . . Sie dienen in der Regel an einer Seite mehr oder weniger weit offenen Blastulis zum Ursprunge, in extremen Fällen sogar nahezu flachen Platten; doch können aus allen diesen Formen Pilidien hervorgehen, von denen die aus den becherförmigen Blastulae hervorgegangenen normale Gestalt haben können, während die aus den plattenförmigen gewöhnlich (immer?) unsymmetrisch sind.“ (E. B. Wilson, 1903: C. lacteus; auch E. B. Wilson 1903 und Ch. Zeleny 1904: C. marginatus.)

„Larven aus dem oberen [d. i. animalen — Ref.] Quartette des Achtzellenstadiums besitzen stets ein Apikalorgan und lassen ein Enteron vermissen, die aus dem unteren Quartette besitzen stets ein Enteron und lassen ein Apikalorgan vermissen, während solche, aus einer seitlichen Vierzellengruppe entwickelt, welche zwei Zellen des oberen und zwei Zellen des unteren Quartetts enthielt, stets Apikalorgan und Enteron besitzen.

„Larven aus den oberen vier Zellen des Sechzehnzellenstadiums lassen ein Enteron vermissen, haben jedoch ein Apikalorgan und Blastocöl, jene, aus den unteren zwölf Zellen entwickelt, ein großes Enteron, aber weder Apikalorgan noch Blastocöl.“ (Ch. Zeleny: C. marginatus.)

Analog verhalten sich auch Bruchstücke von Blastulae, indem sie je nach ihrer früheren Lage im Ei bloß die einen oder die anderen Organe oder verkleinerte Ganzbildungen liefern [XI, 5] (E. B. Wilson: C. lacteus. — Ch. Zeleny: C. marginatus). Bei allen Larven bleibt die Zellengröße des Ektoderms (des prätrochalen Bezirkes) und des Mesenchyms die gleiche, so daß die Zellenzahl, nicht die Zellengröße, der Größe der Embryonen entsprechen dürfte (E. B. Wilson, 1903[2]).

c) Ringelwürmer (Annelida).

Von eigenartigem Interesse sind die Druckversuche, denen E. B. Wilson (1896) Nereïseier unterwarf, deren normale Zellenfolge („Cell-lineage“) er früher genau verfolgt hatte [X, 6].

„Bei der normalen Entwicklung von Nereïs entsteht das Archenteron aus vier großen Zellen oder Makromeren (Entomeren), welche nach der sukzessiven Bildung von drei Quartetten von Mikromeren (Ektomeren) und der Mutterzelle des Mesoblast übrigbleiben. Nach der ersten Differenzierung der Keimblätter teilen sich die vier Entomeren nicht mehr bis zu einem sehr späten Stadium (freischwimmende Trochophora) und ihre Substanz behält stets ein charakteristisches Aussehen, indem sie sich von dem der anderen Blastomeren durch ihren blassen, nicht granulären Charakter und durch die Anwesenheit großer Öltropfen unterscheidet. Werden unsegmentierte Eier Druck ausgesetzt, wie in Drieschs Echinodermenversuchen, so furchen sie sich in einer flachen Platte, indem alle Furchen vertikal stehen. Auf diese Art werden achtzellige Platten gebildet, in denen alle Zellen Öltropfen enthalten [X, 7]. Wenn sie nun vom Drucke befreit werden, teilt sich jede der Zellen in einer annähernd horizontalen Ebene, indem eine kleinere granuläre Blastomere oben gebildet wird, unten eine größere klare Blastomere zurücklassend, in der die Öltropfen bleiben. Daher besteht das Sechzehnzellenstadium aus acht deutoplasmabeladenen Makromeren und acht protoplasmatischen Mikromeren, anstatt aus vier Makromeren und zwölf Mikromeren wie in der gewöhnlichen Entwicklung. Diese Embryonen entwickelten sich zu freischwimmenden Trochophoren, acht anstatt vier Makromeren enthaltend, welche das typische klare Protoplasma mit Öltropfen besaßen“ (E. B. Wilson 1896).

Das besondere Interesse dieses Versuches liegt nun darin, daß die Kerne von vier unter diesen acht Entodermzellen ursprünglich oder normalerweise für das erste Quartett von Mikromeren bestimmt waren, aus dem ektodermale Organe, nämlich die Apikalganglien und das Prototroch sich hätten entwickeln sollen: Also können nicht die Kerne, sondern nur die Verteilung der Plasmaleibstoffe den Zellen ihre Bestimmung aufgedrückt haben.

Neuerdings hat Wilson (1904) durch direkte Isolierung mittels des Messers gefunden, daß bei dem Anneliden Lanice die

beiden ersten Blastomeren entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung bei normaler Entwicklung sich von der andern Blastomere getrennt bloß als der betreffende Eiteil entwickeln, also ihre prospektive Potenz nicht größer ist als ihre prospektive Bedeutung. Die „hintere“ Zelle entwickelt eine segmentierte Larve mit Prototroch, einer assymmetrischen Prätrochalregion und eine fast typische metamere borstenbildende Region, während die „vordere“ Zelle Apikalorgan, Prototroch und prätrochale Region, aber keine Metameren produziert.

Lillie (1902, 1906) fand bei seinen parthenogenetischen Eiern von Chaetopterus eine Differenzierung ohne Furchung. Es finden Kernteilungen statt, die aber nicht zu Abschnürungen im Zelleib führen, so daß schließlich alle Kernschleifen wieder beisammen liegen: die Zahl derselben entspricht der Summe aller, die bei normaler Befruchtung in den Zellen liegen sollen. Trotzdem entwickeln sich die Embryonen bis zu trochophoraähnlichen Gebilden.

d) Molukkenkrebs (Limulus).

Unter den Arthropoden scheinen bloß zwei Versuchsreihen von Patten (1894, 1897) über Limulus vorzuliegen. Die im Freien gefischten Eier des Molukkenkrebses (Limulus Polyphemus) weisen allseitige Furchung auf. Werden jedoch Eier in ein Glasgefäß gebracht, so kleben sie am Boden fest und nach künstlicher Besamung furcht sich bloß der obere Teil. Drehte Patten (1894) die Eier dann mit dem früher unteren Teile nach oben, so zerfällt auch dieser in Blastomeren; es scheint also das Auftreten der Furchungslinien durch den unten angehäuften „Dotter“ gehemmt worden zu sein.

In seiner zweiten Mitteilung beschreibt Patten (1897) die Weiterentwicklung von Eiern mit geschädigten Blastomeren, die sich später durch „Postgeneration“ wieder vervollständigen. Es handelt sich, wie bei den ähnlichen von Roux ursprünglich als Postgeneration beschriebenen Fällen am Froschei, vielleicht bloß um eine langsamere Entwicklung der geschädigten Blastomeren.

5. Weichtiere (Mollusca).

Unter den Mollusken sind Versuche an dem Skaphopoden Dentalium (E. B. Wilson 1904[2]) und an mehreren Gasteropoden, nämlich Ilyanassa, Urosalpinx, Anachis (2 sp., Crampton 1896)

und Patella (E. B. Wilson 1904[3]) bezüglich der Weiterentwicklung isolierter Blastomeren ausgeführt worden.

Alle untersuchten Eier der Mollusken sind durch eine frühe Spezifizierung der einzelnen Teilungszellen ausgezeichnet, besitzen „spiraligen" Furchungstypus und bilden mit Ausnahme von Patella beim Einschneiden der ersten Furchen einen sogenannten „Dotterlappen" aus, welcher der einen Blastomere zugeteilt wird und bei jeder Ruhepause der Teilungen mit der betreffenden Zelle zu einer Kugel verschmilzt, so daß diese Zelle um eben den Betrag des Lappenvolumens größer als ihr Partner erscheint.

Die kleineren, am ursprünglichen Kernpole gelegenen Blastomeren bilden Ektoderm (Ektomeren), die größeren entgegengesetzten Entoderm (Entomeren), die Zelle, der der Dotterlappen zugeteilt wird, bildet die zwischenliegenden Organe („Somatoblasten"). Die Gastrulation findet ohne typische Einstülpung statt; am Entomerenpole bricht ein Anus durch, folgt eine Mundöffnung am Äquator nach, den drei ektodermale Wimperkränze umgeben.

Durch Zuspitzung der „protrochalen" und „posttrochalen" Region und Ausbildung eines langen apikalen, eines kürzeren analen Haarbüschels entsteht die „Trochophora-Larve".

„Das Ei von Dentalium [XII, 1—10] zeigt von Anfang an drei horizontale Zonen [XII, 1], eine äquatoriale Pigmentzone und zwei weiße polare Areale. Während der Furchung wird die pigmentierte Zone hauptsächlich den Entomeren zugeteilt, das obere weiße Areal den Ektomeren, das untere weiße Areal dem ersten und wahrscheinlich auch dem zweiten Somatoblast."

„Bei der ersten, zweiten und dritten Furchung begibt sich das untere weiße Areal zeitweilig in den ‚Dotterlappen' oder Polarlappen [XII, 2—3].

„Entfernung des ersten Polarlappens führt zu symmetrischer Furchung ohne die folgende Bildung von Polarlappen und zur Bildung einer Larve ohne posttrochale Region und ohne Apikalorgan. Entfernung eines Teiles vom ersten Lappen bringt eine Larve mit reduzierter posttrochaler Region und mit oder ohne Apikalorgan hervor. Entfernung des zweiten Polarlappens bringt eine Larve ohne posttrochale Region, aber mit Apikalorgan hervor.

„Die lappenlosen Larven machen keine Metamorphose durch, bilden keinen Fuß, keine Schalendrüse oder Schale, keine Mantel-

falten, keine Pedalganglien, anscheinend keinen Mund und wahrscheinlich keine Coelomesoblastbänder.“

Die isolierte *AB*-Hälfte oder das *A*, *B* oder *C*-Viertel [XII, 4] bildet eine geschlossene Larve, ganz ähnlich, Größe ausgenommen, den Lappenlosen. Die isolierte *CD*-Hälfte oder das *D*-Viertel gibt eine Larve mit einer posttrochalen Region von der Größe der normalen Larve und einem Apikalorgan, welche Larve jedoch ohne Metamorphose abstirbt. Die *CD*-Hälfte, von der der zweite Polarlappen entfernt wird, bildet eine ebensolche Larve wie die aus der *AB*-Hälfte, besitzt aber ein Apikalorgan. „Die isolierte Mikromere *I d* (das sind die von *D*, *A*, *B*, *C* respektive nach dem animalen Pole abgeschnürten Mikromeren des Achtzellenstadiums) bringt eine Masse von Ektoblastzellen, ein Apikalorgan tragend, hervor, während *I a*, *I b*, *I c* kein Apikalorgan hervorbringen.“

„Kernlose Fragmente befruchteter Eier, die das untere weiße Areal enthalten, gehen durch abwechselnde Perioden von Aktivität und Ruhe entsprechend dem Teilungsrhythmus der gekernten Hälfte und bilden die Polarlappen, als ob sie noch Teile des vollständigen Embryos wären. Dasselbe gilt von den isolierten Polarlappen.“

„Die vorstehenden Beobachtungen zeigen die Prälokalisierung spezifischer Cytoplasmastoffe im ungefurchten Ei und deren Isolation in den früheren Blastomeren. Das untere weiße Areal enthält Stoffe, die für die Bildung des Apikalorganes und den Komplex von Strukturen, welche die posttrochale Region, einschließlich Schalendrüse, Schale, Fuß, Mantelfalten und wahrscheinlich Coelomesoblast bilden, maßgebend sind. Diese Stoffe sind im ersten Polarlappen enthalten, aber der zweite Polarlappen enthält nicht mehr die für die Basis des Apikalorganes notwendigen. Daher müssen fortschreitende Veränderungen in der ursprünglichen Verteilung der spezifischen cytoplasmatischen Stoffe stattfinden.“

Crampton berichtet von den untersuchten Schnecken (namentlich Ilyanassa obsoleta): „*A*. Die Furchung von isolierten Blastomeren des normalen Zweizellenstadiums ist in allen wesentlichen Hinsichten dieselbe wie in einer entsprechenden Hälfte des vollständigen Embryos; aber die Mikromeren der vierten Generation liegen beständig an der Oberfläche und gelangen nicht in das Innere wie bei der normalen Entwicklung. In dem

größeren Hemiembryo jedoch entspricht eine Zelle in Ursprung und Erscheinung der Mesoblastpolzelle (*d* 4); sie geht aus von der großen Makromere *D*. Die Entwicklung schreitet aber nur kurze Zeit fort, nach welcher die Zellen sich runden und dann absterben. *B*. Ein Blastomer des Vierzellenstadiums vollzieht die Furchung, als wenn sich ein Viertel in einem ganzen Embryo bildete; drei Mikromeren werden nacheinander gebildet und ihre späteren Teilungen sind wie im normalen Embryo. Die großen Viertelblastomeren teilten sich nicht lange genug, um ein viertes Makromer, welches der Mesoblastpolzelle entspricht, zu erzeugen.

Bei der Entwicklung einer der anderen Vierzellen (*A*, *B* oder *C*) bleibt eine Zelle eine Zeitlang an der Oberfläche liegen; zuletzt aber überwachsen die Ektomeren die Entomeren und ein Teil eines Wimperkreises wird gebildet; aber der Embryo lebt niemals länger als vier Tage. $\frac{3}{4}$-Eier*) entwickelten genau eine Embryohälfte. Ein $\frac{3}{4}$-Embryo entwickelte sich, als wenn das fehlende Drittel vorhanden wäre. *C*. Mikromeren der ersten Vierergruppe, also $\frac{1}{8}$-Blastomeren, furchen sich gleichfalls, als wenn sie in einem vollständigen Embryo lägen. Ein Mikromer in Verbindung mit einem Makromer ($\frac{2}{8}$) formten einen Viertelembryo. Zwei Mikromeren vordoppeln sich als Mikromeren. Makromeren des Achtzellenstadiums jedoch teilen sich nicht nach der Isolation; sie markieren die Grenze der selbständigen Furchung der Dotterzellen. *D*. Isolierte Zellen späterer Stadien teilen sich für sich allein nicht. Wenn jedoch verschiedene übrige Zellen sich vereinigen, kann eine Zeitlang Furchung stattfinden. Solch ein $\frac{5}{16}$-Embryo wird ähnlich einem $\frac{1}{4}$-($\frac{4}{16}$-)Embryo; $\frac{7}{16}$ oder $\frac{9}{16}$ entwickeln sich beinahe ganz wie $\frac{1}{2}$ ($\frac{8}{16}$). *E*. Wenn der Dotterlappen von dem Dreizellenstadium entfernt ist, entwickeln sich die zwei gleichen übrigen Zellen ähnlich der normalen Entwicklung der Blasenschnecke (Physa). Die zweite Teilung ergibt ein Vierzellenstadium von vier gleichen Blastomeren. Vier aufeinander folgende Quartetts von „Mikromeren“ werden wie im normalen Ei gebildet; aber die Zellen der vierten Gruppe, welche von der Makromere *D* abstammen, haben denselben Sitz und dasselbe Aussehen wie die von *A*, *B* und *C* abstammenden; sie kann also keineswegs identisch sein mit einer Mesoblastpolzelle. Embryonen dieser Art

---

*) Der Nenner bedeutet bei dieser Schreibweise die Blastomerenzahl des operierten Stadiums, der Zähler die Anzahl der beisammengebliebenen, weiterverfolgten Blastomeren.

leben verschiedene Tage, entwickeln ein Band von Cilien und schwimmen umher, aber erreichen niemals das Velumstadium. Der isolierte Dotterlappen selbst teilt sich niemals."

Die normale Entwicklung von Patella [XIII] unterscheidet sich von Dentalium und Ilyanassa durch die Abwesenheit des Dotterlappens. Charakteristisch ist ein durch 16 ektodermale primäre „Trochoblasten" gekennzeichnetes „Ctenophoren-"Stadium. Entsprechend der Abwesenheit einer Stofflokalisation des unteren Areales erscheint auch keine der ersten Blastomeren zur Bildung des Apikalorganes prädestiniert: Jede isolierte Blastomere des Zweizellenstadiums bildet Apikalorgan und Prototroch; die Furchung [XIII, 7 *b* und *β*] ist entweder offen oder geschlossen und dementsprechend die Form der Larve. Isolierte $\frac{1}{4}$-Blastomeren ergeben einen Embryo, der gastruliert 4 statt 16 primäre Trochoblasten, wenigstens zwei sekundäre und ein Apikalorgan hervorbringt. Infolge der leichten Anwendbarkeit der Herbstschen Methode der Blastomerenisolation durch vorübergehenden Aufenthalt in kalziumfreiem Seewasser können auch spätere Blastomeren isoliert werden. $\frac{1}{8}$-Mikromeren bringen birnförmige Larven mit Apikalorgan an einem, einer Gruppe von vier primären und zwei sekundären „Trochoblasten" am andern Ende hervor; sie gastrulieren nicht. Hingegen bilden $\frac{1}{8}$-Makromeren geschlossene Embryonen, welche gastrulieren und an einem Ende ein oder zwei sekundäre „Trochoblasten" tragen, ferner an einer andern Stelle eine kleine Gruppe schwach bewimperter Zellen, die wahrscheinlich den präanalen bewimperten Zellen der normalen Larve entsprechen. Isolierte $\frac{1}{16}$-Makromeren verhalten sich ebenso, bilden aber keine „Trochoblasten." Isolierte primäre Trochoblasten, als I^2 bezeichnet, teilen sich zweimal und bringen vier typische bewimperte protochale Zellen hervor; isolierte erste Produkte der primären Trochoblasten $I^{2.1}$, $I^{2.2}$ teilen sich einmal und bilden ein Paar typischer protrochaler Zellen $I^{2.1.1}$, $I^{2.1.2}$ usw. Werden solche isoliert so bilden sie sich zu typischen Protochalzellen aus, teilen sich aber nicht weiter. Isolierte nicht primär-trochoblastische Mikromeren I^1 bringen Embryonen mit Apikalorgan und diesem entgegengesetzt zwei sekundären Trochoblasten hervor. Isolierte Teilungsprodukte dieser Zellen differenzieren sich entweder zu typischen sensorischen Zellen des Apikalorganes oder zu sekundären Trochoblasten oder zu weniger differenzierten Ektoblastzellen.

Über die Lamellibranchiaten (Muscheln) liegen keine Experimente vor; nach der Ähnlichkeit des Eies z. B. von Unio mit dem der Gasteropoden kann wohl ein ähnliches Verhalten erwartet werden.

Auch die Cephalopoden sind nicht experimentell untersucht. An ihren dotterreichen Eiern lassen sich, wie bereits gelegentlich der Promorphologie tierischer Eier erwähnt, verschiedene Seiten unterscheiden. Wird die erste anale Entwicklung weiter verfolgt, so zeigt es sich, daß die verschiedenen Seiten des späteren Embryos auf die am ungefurchten Ei bereits kenntlichen Verschiedenheiten sich zurückbeziehen lassen: das schmale Polende des länglichen Eies entspricht der späteren Rücken-, das breite Polende der Bauchseite, die Abflachung des Eies der hinteren, die Wölbung der vorderen Region des Embryos.

Die Furchen sind alle symmetrisch zu einer Ebene angeordnet, welche durch die Verbindung der beiden Pole und die zu ihr senkrechte Verbindung der rechten und linken Flanke gegeben ist, also zur späteren Medianebene des Embryos; dabei soll die erste Furche stets die rechte von der linken Körperseite, die zweite Furche die vordere von der hinteren Körperhälfte trennen (Watase 1891).

6. Urchordatiere (Prochordata) und Fische (Pisces).

Die Tunikaten besitzen normalerweise [XIV, 1—7] eine bilateral-symmetrische Furchungsart, die z. B. bei Clavellina (nach Castle 1896) bereits die künftigen Seiten der Larve erkennen läßt. Die erste Furche sondert die rechte von der linken Körperhälfte, die zweite etwas inäquale zwei größere „anteriore“ Zellen von zwei kleineren „posterioren“ Zellen; spätere Furchen sondern größere „Entomeren“ von kleineren „Ektomeren“; die Gastrulation ist eine typische Invagination. Die Zellen an den Umbiegungsstellen des Ektoderms werden zu Nerven- und Sinneszellen (ein Auge, ein Otolith), jene am anterioren Ende bilden drei Haftpapillen aus; an der anterioren Umbiegungsstelle schnüren sich die Entodermzellen zum Chordastabe ab, der später an der Dorsalseite unter dem Nervenstrange verläuft, an der posterioren Umbiegungsstelle schnürt sich Mesoderm ab. Der übrigbleibende Entodermsack gewinnt eine dorsale, anterior den Sinnesorganen gelegene Mundöffnung. Die posteriore Partie des Tieres wächst in einen ventral eingeschlagenen langen Schwanz

aus, der keine entodermalen Organe mehr enthält. Bei diesen aus der Eihülle schlüpfenden Ascidienlarven ist dann die früher mehrschichtige Chordaanlage in eine einreihige Anordnung übergegangen.

Chabry (1887) experimentierte zuerst durch Anstechen mit feinen Glasnadeln sowie mit anderen komplizierteren Instrumenten an Ascidiella aspersa. Wurde eine Blastomere des Zweizellenstadiums durch Anstich getötet, so lieferte die andere trotzdem einen kleinen Embryo, der im allgemeinen die Form eines ganzen aufwies, dem aber einzelne Organe, wie Auge, Otolith, Haftpapillen fehlen konnten [XIV, 8]. Der Deutung dieser Gebilde als „Halbbildungen" trat Driesch entgegen, da ja nicht etwa die rechte oder linke, vordere oder hintere Hälfte des Embryos fehle, sondern bloß einzelne Organe untergeordneter Bedeutung. Driesch (1895[1]) prüfte die Versuche an Phallusia mammillata nach und fand, daß keine Beziehung der Schädigung eines bestimmten Blastomeres zu den auftretenden Defekten stattfand [XIV, 9]. Zudem war die Furchung meist von vornherein die einer verkleinerten Ganzfurchung, nicht eine offene Bruchstückfurchung; in jedem Falle ist der achtzellige Haufen, dann die Morula kompakt und die Gastrula eine typische Gastrula (keine Semigastrula). Der Embryo besitzt wie normal eine mehrschichtige, später einschichtig werdende Chorda. „Ein Augenfleck ist fast stets da, ein Otolith sehr selten, beide bleiben jedoch im Vergleiche zu Bildungen normaler Larven gleichsam rudimentär, Haftpapillen werden ebenfalls höchst selten und auch dann meist in der Einzahl, selten in der normalen Dreizahl beobachtet." Driesch führt die Defekte auf allgemeine Schädigung bei der Operation, die in Zuschneiden oder Schütteln bestand, zurück und erzielte ganz dieselben Defekte, wenn er die normalen ganzen Eier einige Zeit dem direkten Sonnenlichte aussetzte oder deren sehr viele in ein kleines Glas mit verunreinigtem Wasser brachte. Crampton (1897) stimmt nach Versuchen an Molgula manhattensis der Deutung Drieschs zu.

Allein Conklin (1905[1–3], 1906) konnte nicht nur an Cynthia (Styela) partita und Molgula manhattensis eine typische „Mosaik"-Entwicklung feststellen, sondern sah auch keine spätere Regulation der aus $\frac{1}{2}$- oder $\frac{1}{4}$-Embryonen gezogenen Halb- respektive Viertellarven zu Ganzbildungen eintreten. Es scheint daher Chabry recht zu behalten.

Die normale Entwicklung des Amphioxus [XIV, 10—13] ist bekanntlich der der Tunikaten sehr ähnlich; die ersten zwei Furchen gehen durch den Kernpol, die dritte ist äquatorial und etwas inäqual, indem vier animale „Mikromeren“ gebildet werden. Ein typisches Morula-, Blastula- und Gastrulastadium führt zur Ausbildung eines bilateral-symmetrischen Embryos, dorsal gliedert sich das Nervenrohr aus dem Ektoderm, die Chorda aus dem Entoderm ab; ebenfalls aus dem Entoderm, zu jeder Seite, die Mesodermanlagen, die in die Länge wachsend und der Quere nach abschnürend die späteren „Somiten“ liefern. Der Mund bricht sehr spät ventral (und an der linken Seite) durch; der After kommt an die Stelle des alten „Blastoporus“ zu liegen. Durch Schütteln können die Blastomeren zum Auseinanderfallen innerhalb der Eimembran gebracht werden. Aus isolierten Blastomeren des Zwei- und Vierzellenstadiums (Wilson 1893) [XIV, 11*a*, 12*a*] sowie auch aus einzelnen Blastomeren des Achtzellenstadiums (Driesch) entstehen verkleinerte Ganzembryonen. Dabei ist die Furchung entweder von Anfang an geschlossen oder die Furchungszellen bilden eine flache Scheibe, die jedoch auch normale Embryonen erzeugen; auch ganze Eier, deren Blastomeren durch gelindes Schütteln in eine Ebene verlagert waren, gaben analoge Resultate (Morgan 1896[1]). Die Halbeilarven des Amphioxus enthalten nach Morgan ungefähr $\frac{2}{3}$ der Zellenzahl der normalen Larve; die Larve hat beim Aufbau ihrer Organe die Neigung, die normale Zahl der Zellen zu bilden; der Urdarm der Halbeilarve enthält im Querschnitt ungefähr $\frac{2}{3}$ der normalen Zellenzahl, das Ektoderm $\frac{2}{3}$; Chorda und Rückenmark besitzen die volle normale Zahl; genau so verhalten sich Einviertellarven bezüglich dieser einzelnen Organsysteme, ihre Gesamtzellenzahl ist hingegen bloß $\frac{1}{2}$ der normalen Zahl.

Bleiben zwei oder mehr Blastomeren infolge des Schüttelns teilweise in Kontakt miteinander, so können sehr verschieden gegeneinander orientierte Verwachsungszwillinge entstehen (Wilson) [XIV, 13].

Bei Petromyzon Planeri, dem Bachneunauge, zog Bataillon (1901[1]) gegen das Ende der Brutperiode aus den Eiern mancher Weibchen, die früher normale Embryonen geliefert hatten, je zwei Embryonen, indem eine anscheinend freiwillige „Blastotomie“, nämlich vollständige Abschnürung der zweiten Blasto-

meren stattfand. Die Vermutung, daß dies durch den Einfluß osmotischer Kräfte zustande komme, wenn bei der Ablage ein plötzlicher Übergang der Eier aus dem gegen Ende der Brut stark eingedickten Inhalte der Geschlechtswege in das Flußwasser stattfinde, konnte Bataillon experimentell bestätigen. Die experimentelle Blastotomie wurde durch Salz- oder Zuckerlösungen erreicht, die einprozentiger Kochsalzlösung isotonisch waren. Die Eier wurden nach bestimmtem Aufenthalte in den gewählten Flüssigkeiten in das normale Medium zurückversetzt. Hier wurden gut charakterisierte Mehrfachbildungen und vollkommene Doppelbildungen beobachtet.

Auch bei den Cyklostomen, die eine den Tunikaten und Amphioxus ähnliche Furchung und Entwicklung besitzen, können also aus jeder der zwei ersten und auch aus einzelnen Blastomeren späterer Stadien verkleinerte ganze Embryonen hervorgehen [XIV, 14—16].

Ferner erzielte Bataillon bei einem Fische (Teleostier) mit diskoïdaler (also partieller) Furchung, der Plötze (Leuciscus rutilus), monströse Doppelbildungen durch Blastotomie [XIV, 32—34].

Morgan (1893) entfernte am Ei des Knochenfisches Fundulus eine Blastomere des oft etwas inäqualen Zweizellenstadiums, indem er sie mit einer Nadel anstach und dann durch Druck zum Ausfließen brachte; die bleibende Blastomere teilte sich zunächst so, als ob die andere noch vorhanden wäre, jedoch langsamer. So verhält es sich noch bei den zwei folgenden Furchen, dann geht aber die Homologie verloren und es entsteht endlich aus der einzelnen Blastomere ein vollständiger Embryo, der kleiner (namentlich um $\frac{1}{4}$ kürzer) als der normale ist und außerdem der Größe nach verschieden, je nachdem ob die größere oder kleinere Blastomere zum Ausgangspunkte gedient hat. Natürlich steht der „Dotter“, welcher der abgetöteten Blastomere gedient hätte, der gebliebenen auch zur Verfügung, so daß die Größe nicht etwa der eines halben Eies entspricht [XIV, 30]. Ein Unterschied in der Größe der Kerne und deren Zahl in den Querschnitten aller Organe ist in operierten und normalen Eiern nicht zu bemerken. Die geringere Anzahl der Zellen des ganzen Embryos (vielleicht sind dieselben auch etwas kleiner als normale?) kommt also hauptsächlich in der Verkürzung des des Embryos zum Ausdruck.

Eine Reihe von Versuchen liegen bezüglich der sogenannten

„Konkreszenztheorie“ (His) vor. Die Furchung der Teleostier und einiger anderer Fische ist nämlich eine partielle, diskoïdale [XIV, 22—26].

„Die ‚Keimscheibe‘ oder das ‚Blastoderm‘ hat die Form einer runden und etwas gewölbten Kuppe und besitzt (beim Lachs) eine Dicke von 8—10 Zellen. Unter dem Blastoderm befindet sich die flache Furchungshöhle und das Blastoderm ruht nur an seinem Rande auf dem Periblast auf; der Periblast stellt eine rings um das Blastoderm gehende protoplasmahaltige Zone dar, von welcher eine dünne Fortsetzung am Boden der Furchungshöhle sich hinzieht; der Periblast geht nach unten ohne scharfe Abgrenzung in die Dotterkugel über.“

„Die Gastrulation beginnt an einer Stelle des Randes des Blastoderms. Es bildet sich hier eine Einstülpung, sozusagen ein Umschlag des Blastodermrandes [XIV, 23]. So entsteht eine zweite Schichte, welche man als untere Schichte oder als primäres Entoderm bezeichnet.“ „Während der Bildung der unteren Schichte verdünnt sich das ganze Blastoderm und schiebt sich dasselbe gleichzeitig nach allen Richtungen über die Dotterkugel weiter“ [XIV, 24].

„Aber währenddessen erfolgt eine solche Verdünnung am Rande des Blastoderms nur in geringem Maße; das Blastoderm erscheint daher an seinem ganzen Rande relativ verdickt und den verdickten Rand nennt man Randwulst [XIV, 25]; derselbe geht am Hinterrande des Blastoderms in die Embryonalanlage über.“ „Wenn die untere Schichte gebildet und der Randwulst aufgetreten ist, lassen sich die Keimblätter bestimmen. Die untere Schichte oder das primäre Entoderm differenziert sich in das Mesoderm, die Chorda und das Enteroderm (sekundäres Entoderm, Darmepithel).“

Der übrige Teil des Blastoderms kann von jetzt an als Ektoderm bezeichnet werden. Die weitere Entwicklung besteht in einer Streckung der Embryonalanlage und einem Umwachsen der Dotterkugel seitens des Blastoderms, das den stetig an Dicke abnehmenden Randwulst vor sich herschiebt. Endlich treffen die Ränder desselben in der (späteren) Medianlinie des Embryos aufeinander und der Blastoporus verschwindet völlig [XIV, 26]. His war nun der Ansicht, daß durch dieses Zusammenwachsen die getrennt gebildeten rechten und linken Teile des Embryos erst sekundär zusammentreten.

Diese „Konkreszenztheorie“ wird durch Versuche widerlegt, bei denen die eine Seite oder selbst beide Seiten des Randwulstes vom Embryo abgetrennt wurden und trotzdem das Wachstum der Embryonen fast ungehemmt vor sich ging, indem die geringen Massendefekte der abgetrennten Seite leicht auf den mangelnden Materialzufluß gesetzt werden könnten. Solche Versuche sind mit gleichem Erfolge von Kastschenko (1888) an einem Selachier (Pristiurus), von Morgan (1895 [7]) am Knochenfisch Ctenolabrus und von Kopsch (1896) [XIV, 31] an Salmoniden ausgeführt worden; Rückert (1897), der ebenfalls Pristiurus untersuchte und bei seinen Versuchen die Embryonen weiter aufziehen konnte, ist geneigt, nach den aufgetretenen Defekten doch eine teilweise Anteilnahme des Randwulstes an der Bildung des hintersten Körperabschnittes durch Konkreszenz anzunehmen. Kopsch (1898) wies an Scyllium nach, daß nur, wenn der Randwulst sehr knapp am Schwanzlappen abgeschnitten war, eine Beeinträchtigung der symmetrischen Ausbildung des Hinterendes eintrat [XIV, 17, 18]. Kürzlich hat Francis B. Sumner ausgedehnte Versuche über die Frage und die Lage des Embryos zu den ursprünglichen Eiachsen angestellt [XIV, 27—29].

Daß der „Dotter“ bei den Fischen nicht jene spezifische Rolle, wie der sogenannte Dotterlappen bei Mollusken spielt, zeigte Morgan (1893) an Eiern von Fundulus, denen über die Hälfte des Dotters abgelassen werden konnte, ohne daß eine Störung der Embryonalentwicklung stattgefunden hätte. Auch Furchung unter Druck beeinflußte die Entwicklung nicht.

Es wurden entweder Glasnadeln verwendet, die in der Wunde abgebrochen und stecken gelassen dauernde Marken abgaben oder Elektrokauterisation.

Die Arten waren Exocoetus spec., Salvelinus fontinalis, Batrachus tau, Fundulus heteroclitus und majalis; davon gab der letztere die besten Resultate, während Exocoetus, wegen rascher Entwicklung günstig, nur selten erhältlich, die großen Eier von Salvelinus und Batrachus wegen langsamer Entwicklung ungünstig waren. Es zeigte sich, daß der Kopf des Embryos an den animalen Pol zu liegen kommt, daß jedoch infolge von Hindernissen Verschiebungen eintreten konnten und daß die Durchtrennung des Keimringes auch beiderseits die Ausbildung eines vollständigen Embryos nicht zu verhindern vermochte.

Die Eier von Amia calva weichen von den meisten anderen

echten Fischen in ihrer holoblastischen Furchung ab. Die länglichen Eier sind in beliebiger Schwerkraftorientierung an Wasserpflanzen angeklebt [XIV, 19], der vegetative dunklere Pol dient zur Anheftung. Die Schichtung des Eies in diesen dunkleren und den animalen helleren Pol ist bereits vor der Besamung von der Schwere ganz unabhängig (H. Dean King), so daß die Eier in jeder Lage ohne Umordnung verharren. Stellt man Eier während des Auftretens der ersten oder zweiten Furche mit der Furchungsebene vertikal ein, so kann beobachtet werden, daß die künftige Medianebene des Embryos in keiner bestimmten Beziehung zu den ersten Furchen steht; der Kopf kommt jedoch stets an den animalen Eipol zu liegen (Whitman und Eyclesheimer) [XIV, 20—21].

Jan Tur (1906) konnte an Eiern von Scyllium canicula durch Radiumbestrahlung das Nervensystem und in geringerem Maße das übrige Ektoderm in der Entwicklung hemmen, ohne daß dadurch die Weiterdifferenzierung des peripheren Blastoderms gelitten hätte.

An späteren Embryonalstadien von Selachiern behandelt Braus (1906[1]) die Frage, ob die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig sei. Bei Scyllium canicula und Pristiurus melanostomus zeigte sich nach künstlicher Ausschaltung der Muskulatur keine Behinderung in der Ausbildung der Knochenstäbe. Hingegen konnten die Skelettstäbe, welche zu den sekundären Basalia der Flossen gehören, nicht aus sich heraus in dem allgemeinen Blastem different werden, in welchem die Radien der Flossen bei Scylliden allgemein als Verdichtungszentra des skelettogenen Materiales auftauchen. Es ist vielmehr ein Anstoß seitens des Metapterygium (primäre Basale), und zwar der zuerst gebildeten (kranialsten) Radien dazu notwendig.

7. Vierfüßige Wirbeltiere (Tetrapoda).

a) Schwanzlurche (Amphibia urodela).

Die Eier der Amphibien halten in ihrem Furchungsmodus die Mitte zwischen Amphioxus und den Knochenfischen. Die Furchung ist eine totale, aber inäquale.

Bei den Schwanzlurchen (und zwar Triton cristatus und taeniatus [XV, 1]) sind Versuche über das Schicksal der Blastomeren nach einer zuerst von O. Hertwig angegebenen Methode,

nämlich der Durchschnürung mit einem feinen Haare, angestellt worden. Die völlige Durchtrennung ohne Schädigung der Eier erreichte zuerst Endres (1895), indem er die nach mäßiger Einschnürung des Eies übrigbleibende Substanzbrücke mit einer heißen Nadel durchtrennte; Herlitzka (1895, 1897) verwandte einen eigenen Apparat, der eine sehr allmähliche Zuschnürung gestattete. Beide Forscher erhielten bei Einschnürung längs der ersten Furche bald zwei ganze, sich gleichartig entwickelnde Embryonen, bald verschieden rasch und verschieden weit sich differenzierende Gebilde, welch letzteren jedoch keine Aufmerksamkeit geschenkt wurde, bis Spemann durch neue Versuche nachwies, daß es sich um zwei typisch verschiedene Fälle handelt. Spemann (1901) legte zur Zeit des Auftretens der ersten Furche einen Faden um diese, ohne ihn jedoch zur Durchschnürung zu benutzen; der Embryo entwickelte sich normal weiter und der Faden diente bloß als Marke, um die Lage der ersten Furche festzuhalten. Es stellte sich nun heraus, daß der Embryo nicht immer dieselbe Lage zur Schnurebene einnahm, also die erste Furche das Eimaterial normalerweise nicht immer in derselben Weise zerlegt.

Dabei kommen hauptsächlich zwei Fälle vor: in der Mehrzahl, nämlich $\frac{2}{3}$—$\frac{3}{4}$ aller Fälle, wird die erste Furchungsebene zu einer frontalen Ebene (XV, 2α), in einer ansehnlichen Minderzahl, nämlich $\frac{1}{4}$—$\frac{1}{3}$ aller Fälle, zur Medianebene [XV, 2*a*, *b*].

Werden Eier der letzteren Art auf späteren Stadien, Morula oder Blastula oder schon auf dem Zweizellenstadium, völlig durchschnürt, so entstehen zwei verkleinerte ganze Embryonen [XV, 2 *c*]. Bei jenen Eiern hingegen, wo die erste Furche einer späteren frontalen Ebene entspricht, hat sie eine dorsale von einer ventralen Blastomere gesondert [XV, 2β]; wird der Faden auf späteren Stadien zugezogen [XV, 2 γ], so entwickelt sich bloß die dorsale Hälfte zu einem ganzen Embryo, während die ventrale an den drei primären Keimblättern keine weitere Differenzierung, weder Medullarplatte, noch Chorda oder sonst ein zusammengesetztes Organ hervorbringt, sondern nach vollendeter Gastrulation fast völlig stehen bleibt [XV, 2δ]. Analoge Resultate erhielt Spemann durch Einschnürung auf dem Gastrulastadium [XV, 3α]: während bei frontaler Durchschnürung der aus der ursprünglichen ventralen Blastomere stammende Körperabschnitt verschiedene Körperregionen, wie Schwanz, Hörblasen, Urwirbel,

Vornierenkanälchen, differenziert, jedoch ohne Chorda und Augenbläschen blieb, bildet die dorsale Hälfte einen vollkommenen Embryo [XV, 3β]. Durch Einschnürung, nicht Durchschnürung, auf dem Zweizellen- und Blastulastadium und auch noch auf den ersten Gastrulationsstadien erhielt Spemann Verdoppelungen des Vorderendes [XV, 4, 5]; in dem darauf folgenden „Neurula“-stadium schien diese Fähigkeit hingegen erloschen (?) zu sein, indem die betreffenden Embryonen zugrunde gingen.

Spemann (1906) hob an Triton taeniatus im ersten Beginne der Gastrulation fast die ganze animale Hälfte des Keimes durch Ausschneiden mit Glasnadeln ab und brachte dieselbe um 90° oder 180° verdreht wieder zur Anheilung; in mehreren einwandfreien Fällen lieferten diese Eier normale Embryonen.

Wurden Embryonen kurz vor oder nach Auftreten der Medullarplatte quer durchschnürt, so entwickelten sich die vorderen und hinteren Hälften, als ob sie noch im Zusammenhange mit der andern Hälfte stünden; im ersten Falle zeigte es sich, daß die Anlage der Medullarwülste bereits vor Sichtbarkeit derselben im vorderen Ende gelegen ist. Das vordere Teilstück differenzierte Augenblasen; das hintere Teilstück bildete eine Medullarrinne, aber keine Medullarwülste. Vor weiterer Entwicklung gingen alle diese queren Teilstücke zugrunde. Bezüglich der Größe von zwei vollständigen, aus je einer Blastomere des Zweizellenstadiums hervorgegangenen Embryonen gibt Herlitzka (1897[1]) an, daß diese größer seien als ein halber Embryo aus einem ganzen Ei. Die Größe und geometrische Form der Elemente (Zellen und Zellkerne) seien in jedem Differenzierungszustande ganz die gleichen wie bei den normalen Embryonen in den entsprechenden Differenzierungsstadien, indem auch bei diesen die Größenverhältnisse der Elemente bei bestimmter histologischer Differenzierung unveränderlich blieben und umgekehrt bei jeder histologischen Veränderung Größe und äußere Form der Elemente sich ändert (1897[2]). Durchmesser von Chorda und Medulla sind bei den Halbei- und Ganzeiembryonen dieselben, die geringere Zellenzahl der ersteren kann also bloß in der geringeren Länge des Embryos zum Ausdrucke kommen; dagegen ist der Durchmesser und somit die Zellenzahl im Querschnitte für Darm und Myotome bei den Halbeiembryonen geringer.

Oskar Levy (1906) fand auf späteren Stadien der Embryonalentwicklung von Tritonen auch Selbstdifferenzierung einzelner

Organe. Wurde z. B. ein Teil des Vorderhirnes mit den halben Augenanlagen entfernt, so entwickelten sich zwei unmittelbar in Berührung mit der ursprünglichen Wundstelle stehende Augen. Versprengte Hirn- und Augenanlagen bildeten sich zwar weiter, aber, wenn kein Augenbecher zustande kam, fehlte zugleich das Pigmentblatt. Einzelne, durch quere Abschnürung getrennte Herzabschnitte konnten sich recht unabhängig voneinander weiter bilden. Das Gehörorgan schien ebenfalls eine gewisse Selbstdifferenzierung zu besitzen. Entfernte Riechgrubenanlagen wurden nicht wieder gebildet, das Gehirn zeigte nach asymmetrischen Operationen eine gewisse Regulierarbeit zu symmetrischer Form, konnte jedoch durch Einstülpung der Augenblase in die Wunde mechanisch daran gehindert werden. Die Pigmentierung trat unabhängig von der Entwicklung der Seitenlinie, des nervus vagi, des Herzens oder der Zirkulation ein.

Eine eingehende Untersuchung hat die Bildung der einzelnen Teile des Auges erfahren und hier treffen wir auf Fälle von abhängiger Differenzierung. Spemann (1904, 1905) untersuchte die Linsenbildung:

„Die Experimente bestanden darin, daß an Embryonen von Triton taeniatus die Kuppe der primären Augenblase mit den primären Linsenbildungszellen oder in etwas späterem Stadium der äußere Teil des Augenbechers mit der eben sichtbar gewordenen ersten Linsenanlage entfernt wurde [XV, 6]. Diese Experimente ergaben:

1. In vielen Fällen blieb das mehr oder weniger regenerierte Augenrudiment in der Tiefe, ohne die Epidermis zu berühren; es entstand an dieser keine neue Linsenanlage [XV, 6*a*].

2. In anderen zahlreichen Fällen erreichte der regenerierte Augenbecher die Epidermis; es entstand an ihr eine neue Linse, die sich in normaler Weise weiter entwickelte [XV, 6*b*].

In einem Falle, wo der Augenbecher die Epidermis nicht erreichen konnte, entwickelte sich am oberen Irisrande eine deutliche kleine Linsenknospe, wie sie Colucci nach Verstümmelung des Auges, G. Wolff nach reiner Linsenextraktion gefunden haben."

W. H. Lewis (1905) experimentierte am Axolotl (Amblystoma-Larven) und richtete sein Hauptaugenmerk auf die Entstehung der Cornea. Die Operationen wurden mit einer feinen Schere unter Anwendung der Chloroformazetonnarkose ausgeführt.

Eine normale Cornea entwickelte sich nicht ohne das Auge; ihre Größe schwankte mit der Größe des Auges und dessen Kontaktfläche mit der Haut. Ist das Auge zufällig durch Mesenchym von der Haut getrennt, so entwickelt sich keine Cornea. Der Augenbecher ist ohne Linse imstande Cornealbildung zu liefern, ebenso die Linse ohne Augenbecher, wenn sie analog wie beim Becher die Haut erreicht. Die Cornea kann auch aus fremdem Ektoderm gebildet werden. Wird nach Bildung der Cornea der Rest des Auges entfernt, so degeneriert dieselbe und verschwindet gänzlich. Es ist daher kein Zweifel, daß bei Cornea und Linse abhängige Differenzierung vorliegt, was auch bei anderen Tiergruppen (vgl. unten: Anuren) seine Bestätigung findet.

Die Metamorphose der Axolotllarve zum Amblystoma geht nach Loeb (1896) noch vor sich, wenn das Rückenmark vollständig durchtrennt war; es müssen also auch auf sehr späten Stadien unabhängig von der Funktionsfähigkeit Entwicklungsprozesse vor sich gehen können.

b) Schwanzlose Lurche (Amphibia anura).

Über die prospektive Bedeutung und Potenz der Blastomeren des Froscheies [XV, 7], das durch die Versuche Roux' zum Ausgangspunkte für die experimentelle Behandlung dieser ganzen Frage geworden war, liegen eine große Anzahl von Versuchen vor, deren Ergebnisse erst einander direkt zu widersprechen schienen, aber nach Analogie der bei Triton besprochenen Verschiedenheiten und durch Kombination mehrerer Versuchsmethoden (Morgan) eine verträgliche Deutung erfahren können.

Roux' (vgl. 1895[1]) Versuche bestanden in dem Anstiche der einen Blastomere des Zweizellenstadiums [XV, 8*a*] mittels einer heißen Nadel; aus der unverletzten sah er (nach „halber“ Furchung, Blastulation und Gastrulation [XV, 8*b*] Halbbildungen hervorgehen, meist der einen Körperseite entsprechende „Hemiembryones laterales“ [XV, 8*c*], seltener solche, die nicht einer Seite entsprachen und die er als „Hemiembryones anteriores“ bezeichnete. Es ist daraus zu schließen, daß normalerweise die erste Furche bald die Medianebene, bald jedoch eine quere Ebene darstellt, analog den Angaben für Triton, nur mit dem Unterschiede, daß beim Frosch die erste Furche meist die Medianebene darstellt. In diesen Fällen ist dann die zweite Furche, so wie in der Minderzahl die erste, quer gelegen [XV, 8*a*] und bei Anstich auf

dem Vierzellenstadium [XV, 9α] können die von Roux „Hemiembryones anteriores“ [XV, 9β] genannten Bildungen sowie Vierteldefekte durch Anstich bloß einer Blastomere erhalten werden. Ergänzende „Hemiembryones posteriores“ scheinen mit Sicherheit nicht erhalten worden zu sein, während die laterales und anteriores von Endres (1894), Walter (1895), K. Ziegler (1902) und Morgan (1894[2]) nach Roux' Methode nachgeprüft werden konnten.

Möglicherweise sind die „Hemiembryones anteriores“ als „dorsales“ zu bezeichnen wie bei Triton; und der Ausfall von typischen „ventrales“ darauf zu setzen, daß diese keine Weiterdifferenzierung aufweisen? Im Gegensatze zu Roux erhielt O. Hertwig halbgroße Ganzbildungen aus einer Blastomere, was Roux aber als eine Art nachträglicher Regeneration der fehlenden Hälfte, „Postgeneration“, auffaßt, die er auch bei seinen Hemiembryonen spät, aber mit sehr raschem Verlauf eintreten sah. Nach Roux', Endres' und Walters und vornehmlich nach K. Zieglers (1902) Beschreibung dieser Prozesse handelt es sich hierbei jedoch oft (wenn nicht immer) um eine langsamere Nachentwicklung der geschädigten Blastomere, wenn deren Kern durch den Anstich nicht getötet, sondern nur verletzt wurde. Daß die Halbbildungen bedingt sind durch die Unfähigkeit der unverletzten Blastomere, eine derartige Umordnung ihrer Stoffe vorzunehmen, daß eine dem Ganzen proportionale Bildung zustandekommen könnte, wenn ihre Lage unverändert bleibt und sie an der einen Seite durch das anliegende geschädigte Material behindert wird, ist durch Umkehrungsversuche bewiesen worden. Im Anschlusse an die früher besprochenen Versuche von Pflüger über die Abhängigkeit der Eientwicklung von der Schwerkraft unternahm O. Schultze (1894) Versuche über den Einfluß einer verkehrten Aufstellung von Eiern im Zweizellenstadium, die durch Kompression an einer Gesamtrotation verhindert waren. Solche zwischen zwei Glasplatten fixierte Eier, die nun den weißen anstatt wie normal den schwarzen Pol nach aufwärts gekehrt haben, werden in dieser Lage bis vor den Beginn der Gastrulation belassen und dann aus ihrer Zwangslage befreit. Sie ergeben nun Doppelbildungen [XV, 10], woraus geschlossen werden muß, daß jede Blastomere totipotent war. Die Art der Umordnung der Eisubstanzen geht aus Schnitten hervor, die Wetzel (1895) aus solchen experimentell erzeugten Doppelbildungen anfertigte: es findet ein Absinken des schwereren

Dotters [XV, 11] von dem nach aufwärts gedrehten vegetativen Pole längs der Furche statt und ein entsprechendes Ansteigen der pigmentierten Partie längs der äußeren Flächen der Blastomeren. Morgan (1895 [6], 1904) kombinierte den Anstich einer Blastomere mit dem Schultzeschen Umkehrungsversuche und erhielt nun, wenn der weiße Pol des angestochenen Eies nach aufwärts gerichtet war, aus der einen unbeschädigten Blastomere eine proportional verkleinerte Ganzbildung [XV, 12]: in Kontrollversuchen hingegen, wo der schwarze Pol aufwärts gerichtet blieb, entstanden typische Hemiembryonen [XV, 13]. In zentrifugierten Eiern sterben nach Morgan (1902) oft einige Blastomeren auch späterer Stadien (noch auf dem 128-Zellenstadium) ab, sowohl Selbstdifferenzierungen als auch Ganzbildungen können resultieren. Viel Streit entstand auch bezüglich der Amphibia Anura wegen der „Konkreszenztheorie“, die gelegentlich der Fische besprochen worden ist. Werden Eier durch Anstich oder auch auf andere Art geschädigt, so kommt es oft zur Bildung von dotterhaltigen Extraovaten, die den Schluß der Blastoporuslippen verhindern. An jeder derselben bildet sich dann ein Ende einer Rückgratanlage aus, was von O. Hertwig als „Spina bifida“, von Roux schon früher als „Asyntaxia medullaris“ bezeichnet worden war. Es ist fraglich, ob man dieses Offenbleiben als Beweis für das normale Zusammentreten der rechten und linken Seiten des Keimringes zur Bildung des Hinterendes anführen kann, da das Entstehen der beiden Spinae noch besser mit einer Totipotenz jeder Seite im Einklange steht.

Kleine Einstichextraovate benutzte H. D. King (1902), um den Ort des Entstehens des Embryos im Ei der Kröte Bufo lentiginosus zu bestimmen: sie fand, daß das Material etwas oberhalb der dorsalen Blastoporuslippe die Mittelpartie des Embryos bildet. Sein vorderes Ende reicht nicht bis zum Mittelpunkte der schwarzen Hemisphäre hinauf, bildet sich vielmehr etwa mitten zwischen der Stelle des ersten Auftretens der dorsalen Blastoporuslippe und dem Mittelpunkte der schwarzen Eihälfte.

Der Embryo entsteht daher teils im Gebiete der dunklen, teils an der Oberfläche der hellen Eihälfte. Vom Frosch (Rana palustris) berichtet A. H. Todd (1904) nach Versuchen über das Anstechen der dorsalen Blastoporuslippe:

„Der Embryo entwickelt sich hauptsächlich über die untere Hemisphäre hin: der Kopf bildet sich in und dicht neben dem Bezirke, wo die dorsale Lippe zuerst auftrat, und der Schwanz

erscheint an einem nahezu entgegengesetzt liegenden Punkte der unteren Hemisphäre."

An späteren Stadien der Frösche operierten King (1905), Spemann, Steinitz und Streeter (1906).

„Um den Zeitpunkt festzustellen, in dem das Anlagematerial für den Augenbecher und eventuell auch seine einzelnen Bestandteile, Retina und Tapetum nigrum, bestimmt wird, wurde aus der Medullarplatte [von Rana esculenta — Ref.] bei weit offenen Wülsten ein viereckiges Stück herausgeschnitten und umgekehrt wieder eingeheilt; ... es entstanden Embryonen mit vier Augen, zwei vorn an ihrer normalen Stelle, zwei mehr oder weniger weit hinten, vor oder hinter den Hörblasen. Die Augen waren sehr verschiedener Größe" ... (Spemann, 1906).

Zerstörte H. D. King (1905) an Embryonen von Rana palustris mit einer heißen Nadel das Auge gleich nach dessen Ausbildung oder vor Ausbildung desselben den betreffenden Anlagebezirk, so war das Vorderhirn die Augenanlage wiederauszubilden nicht fähig. Einmal kam eine Entwicklung des Auges ohne Verbindung mit den Nerven, von Mesoderm umgeben, zustande; eine Linse fehlte: es dürfte sich um Versprengung eines Vorderhirnteiles durch die Operation handeln. Doch kann sich auch ein optischer Becher unabhängig von der Verbindung mit dem Gehirne ausbilden. Im Widerspruche mit den über die Tritonenversuche angeführten Tatsachen soll nach King eine Linse auch ohne Kontakt des Eibechers mit dem Ektoderm entstehen; vielleicht handle es sich um eine vom obern Rande des Augenbechers gebildete Linse. E. Steinitz (1906) fand in analogen Versuchen an Rana fusca keine Augenanlagen mehr auftreten, wenn die Zerstörung zur Zeit der Scheidung der Retina und des Auswachsens der ersten Nervenfasern aus der Netzhaut vorgenommen worden war. Die später in funktioneller Beziehung zum Auge stehenden Teile, Augenhöhle (Orbita), Augenmuskeln, Foramen, Nerv usw., wurden an ihrer Ausbildung erst nach der Zeit, zu welcher die Funktion hergestellt sein sollte, beeinflußt.

Analog der Augenanlage verhält sich die Ohranlage. G. L. Streeter (1906) sah nach vollständiger Entnahme der Ohranlage [XIV, 14] an jungen Larven von Rana silvatica dieselbe nicht wieder auftreten; von den nahestehenden Organen fiel nur die Ohrbeule [XV, 14*a*] aus. Wurden Ohranlagen an andere Stellen des Körpers transplantiert, so differenzierten sie sich ruhig weiter,

entwickelten sogar Ganglien und Verbindung mit dem Gehirn; es ließ sich aber kein Funktionieren nachweisen.

Die Ohranlage verhielt sich ebenso wie transplantierte Extremitätenknospen nach früheren Versuchen von Braus (1904). In diesen an Bombinator-Larven ausgeführten Versuchen differenzierte sich die Extremitätenanlage stets im Sinne ihrer ursprünglichen Bedeutung weiter, ohne Rücksicht auf den Ort der Implantation, also z. B. ein knapp vor oder auf das Hinterbein transplantiertes Vorderbein zu einem Vorderbeine und ebenso, wenn dasselbe vor dem Auge eingeheilt worden war.

Diese transplantierten „parasitären" Extremitäten differenzierten Nerven, welche sich mit dem Zentralnervensysteme des „Wirtes" verbanden. Daß sie nicht etwa einfach mit Nerven von diesem her versorgt wurden, bewies Braus unter anderem auch dadurch, daß er „aneurogene" Anlagen zur Transplantation verwandte. Es sind dies Anlagen, welche Larven entnommen werden, denen nach einer von Harrison ersonnenen Methode die Rückenpartie mit samt der ganzen Rückenmarkanlage abgetragen worden war [XV, 16]. Es entwickeln sich in solchen Larven die Extremitätennerven nicht. Im Gegensatze zu „euneurogenen" Transplantaten, das sind solche aus nervenversorgten Embryonen, differenzieren sich nun in den „aneurogenen" keine Nerven.

Eine hochgradige Fähigkeit, sich selbständig weiter zu differenzieren und die Gewebe gleicher Art zur Verwachsung zu bringen, hatte bereits Born (1894, 1897) an entzweigeschnittenen und verschiedenartig zur Verheilung gebrachten Froschlarven festgestellt.

Der Transplantationsmethode Borns bediente sich Harrison (1903), um die Herkunft der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien zu untersuchen. „Der vordere (ovale) Teil eines Silvatica-Embryos wird mit dem hinteren (kaudalen) Teile eines Palustris-Embryos so vereinigt, daß ein zusammengesetztes Individuum normaler Form geschaffen wird." Es wächst dann die Seitenlinie vom Kopfe der dunkleren Komponente her aus, und zwar unabhängig von der Zerschneidung oder gänzlichen Entfernung des Gehirnes oder anderer Nerven. Durch Verheilen eines keilförmigen Ausschnittes hergestellte aufwärts oder abwärts gerichtete Schwanzknickungen störten den normalen Verlauf der Seitenlinie nicht. Wird ein Schwanz oder eine vordere Embryohälfte hinter die Ursprungstelle des Nervus vagus implantiert, so

wächst die vom Vorderstücke kommende Seitenlinie in der geraden Fortsetzung aus. Wird ein Embryo aus drei Querstücken zusammengesetzt, von denen das mittlere verkehrt eingestellt ist, so vermag die Seitenlinie dieses zu durchwachsen. Doch findet diese Durchgängigkeit nur auf gewissen Stadien statt. Von mehreren Seiten wurden die Folgen des Ausfalles von Teilen des Nervensystemes studiert. Schaper (1897) entfernte an Larven von Rana esculenta [XV, 15] durch einen Horizontalschnitt das Gehirn und fand trotzdem Weiterentwicklung der Larve [XV, 15*a*], der nur die direkt entfernten Teile fehlten. Harrison (1903, 1904) fand nach Entfernung der Spinalganglienkette an Rana silvestris- und palustris-Embryonen Entwicklung der Muskulatur wie bei normalen [XV, 16*a*], und zwar sowohl der Myotome als auch der Hinterbeine (H. L. Langneckers Versuche). Wurde bei Froschembryonen von Rana esculenta das Auftreten der Schwannschen Zellen durch frühzeitiges Herausschneiden der Ganglienleiste [XV, 16] verhindert, so entwickelten sich trotzdem die Achsenzylinder der motorischen Nerven [XV, 16*a*]; diese bestanden nur aus nackten Fasern, welche sich bis in die ventrale Schwanz- und Kopfmuskulatur verfolgen ließen (Harrison, 1904[2]). Werden umgekehrt die Anlagen der motorischen Kerne durch einen längsweisen Ausschnitt der unteren Hälfte des abgelösten Medullarrohres [XV, 17) entfernt, so wachsen die motorischen Nerven nicht, obzwar die Schwannschen Scheiden, die sensitiven Nervenfasern umhüllend, gebildet werden [XV, 17*a*].

Babák (1905) entfernte an verschiedenen Anuren (Rana esculenta, Bufo) das Gehirn bis zur Medulla oblongata und fand eine Hemmung der Metamorphose, indem Kiemen und Schwanz länger als in nicht operierten persistierten. „Am häufigsten, ja fast regelmäßig wird die Reduktion der Kiemen und des Schwanzes getrennt, wenn die Gehirnoperation einige Tage vor dem nach äußeren Merkmalen leicht bestimmbaren Hervorbrechen der Vorderextremitäten durchgeführt wird."

Aber auch bei der Metamorphose der Frösche kommen weitgehende unabhängige Differenzierungen vor: so ist nach Braus (1906) die vordere Gliedmaße bei Unkenlarven (Bombinator) nicht nötig, um die Bildung des Perforationsloches zu veranlassen, welches in typischer Entwicklung zur Zeit der Metamorphose die Entbindung des äußeren Kiemensackes einleitet, durch welches das betreffende Vorderbein herausschlüpft.

c) *Amniota.*

Über die Entwicklungsmechanik der amnioten Wirbeltiere ist wenig experimentiert worden; es liegt das wohl hauptsächlich an der schweren Zugänglichkeit der Embryonen. Bei den meisten Reptilien und den Vögeln sowie unter den Säugetieren bei den Schnabeltieren sind sehr dotterreiche, mit resistenten Schalen umgebene Eier vorhanden; bei einigen Reptilien, wie Blindschleiche und Kreuzotter, und bei den Säugetieren, mit Ausschluß der Schnabeltiere, werden überhaupt keine Eier abgelegt, sondern die Embryonen entwickeln sich innerhalb des Mutterleibes und verlassen erst bei der Geburt die Eihüllen.

Den Schwierigkeiten gegenüber, welche die Fortpflanzungsweisen der Amnioten bieten, steht bloß ein Vorteil für den Experimentator gegenüber, nämlich die leichte Beschaffenheit der Eier eines hierher gehörigen Tieres, des Huhnes. Es liegen auch für dieses eine Reihe von Versuchen vor.

Dareste (vgl. 1891) verwandte es bereits vor dem Jahre 1877 zur künstlichen Erzeugung von Monstrositäten, die aber meist eine Analyse der wirksamen Faktoren vermissen lassen.

Durch Lackieren eines über der Keimscheibe angebrachten Streifens der Schale gelang es Gerlach (1882), in einigen Fällen Doppelbildung der vorderen Hälfte des Embryos zu erzielen, also bei den vorderen Embryonalzellen eine größere Potenz, als ihnen ihrer prospektiven Bedeutung nach zukommen würde, nachzuweisen. Ähnliche Versuche, deren Resultate aber dieser Analyse weniger günstig sind, finden sich bei Mitrophanow (1900).

Assheton (1896), Peebles (1898, 1903—1904) und Kopsch (1902) entfernten ein kleines Schalenstückchen über der Keimscheibe und verschlossen das Loch wieder nach Ausführung bestimmter Verletzungen durch ein Schalenstück unter Verwendung der Eihaut als Bindemittel. Es ergab sich, daß der „Primitivstreifen“ nicht die vorderen Körperabschnitte (Kopf, Hals, Herzgegend[?]) bildet, sondern daß diese vor einer Einstichmarke entstehen, bis zu der die auftretende Primitivrinne von rückwärts her verläuft [XV, 19].

Bei Zerstörung bestimmter Regionen der Keimscheibe entwickeln sich die entsprechenden Körperabschnitte nicht, während sich die anderen weiter differenzieren. Auf hohes Selbstdifferenzierungsvermögen der Gewebe des Hühnereiembryos weisen auch

Jan Turs (1904) Versuche über die Einwirkung von Radium auf Hühnereier hin: 80 Hühnereier waren 24—70 Stunden lang der Bestrahlung mit Radiumchlorid ausgesetzt worden und zeigten alle Mißbildung in der Richtung, daß die zentralen Teile und das übrige Ektoderm litten, während das Entoderm sich normal weiterentwickeln konnte.

Fassen wir die Ergebnisse der Versuche über die Lokalisation von Anlagen der einzelnen Embryonalorgane im (befruchteten) Ei zusammen, so können wir sagen:

In verschiedenen Eizonen sind verschiedene (chemische) Stoffe vorhanden, die normalerweise die Differenzierung der verschiedenen Organe in ihren Bezirken, oder wenn sie durch die Furchungs-, Gastrulations- und späteren Bewegungsvorgänge anderswohin verteilt werden, an diesen neuen Stellen veranlassen. Diese prospektive Bedeutung der Blastomeren führt, wenn bei Verminderung des Eimateriales keine Umordnung der Stoffe stattfinden kann, zu einer Selbstdifferenzierug der Teilbildungen, wodurch Halb-, Viertel-, Achtel- ... Bildungen entstehen; wenn hingegen eine Umordnung des Eiinhaltes in der Weise möglich ist, daß wieder alle Stoffe in gegenseitiger Lage wie im unverletzten Ei angeordnet erscheinen, so entstehen Ganzbildungen in einem proportional verkleinerten Maßstabe: die prospektive Potenz solcher Blastomeren ist größer als ihre prospektive Bedeutung.

IX. Kapitel.

Einfluß äußerer Faktoren.

1. Chemische Agentien.

a) Notwendigkeit.

Wir haben gesehen, daß die Differenzierung tierischer Embryonen auf die formative Tätigkeit chemischer Stoffe zurückgeführt werden kann, die sich bereits in den Eiern befinden. Dabei ist eine Entwicklung der betreffenden Eier in ihrer normalen Umgebung vorausgesetzt. Werden Eier abnormen Medien

unterworfen, so zeigt es sich, daß manche Tiere, falls überhaupt die Lebensfähigkeit erhalten bleibt, von der chemischen Zusammensetzung des äußeren Mediums recht unabhängig sind. So entwickelt sich Ascaris in Flemmingscher Flüssigkeit (Bataillon, 1901), Fundulus (Loeb, 1901/2) in destilliertem Wasser. Solche Eier besitzen also alle Stoffe, nicht nur jene, welche die Form verschiedener Organe determinieren, sondern sie besitzen auch diejenigen für den Stoffwechsel und die Aufrechterhaltung bestimmten physikalischen Druckes (osmotische „Salze"), und zwar in der für die ganze Embryonalentwicklung ausreichenden Menge; wahrscheinlich ist ihr Austausch an Gasen und Salzen mit dem umgebenden Medium, auch im normalen, ein geringer. Allein auch bei diesen Eiern ist eine gewisse Menge Sauerstoff, ebenso wie für den sonstigen Lebenszustand so auch für die Entwicklung, notwendig. Es sei an dieser Stelle bloß auf die einschlägigen Versuche von Dareste (1891), Koch (1884) und Mitrophanow (1900) an Hühnereiern, von Morgan (1905) und Schultze (1899) an Froscheiern, von Loeb an Fischen (1894) und Seeigeleiern (1895, 1906) verwiesen.

Die meisten Eier verlangen außerdem eine ganz bestimmte Zusammensetzung des äußeren Mediums zu ihrer optimalen Entwicklung, so z. B. die Seeigel. Für diese fällt das Optimum der Entwicklung fast ganz genau mit der Verteilung chemischer Stoffe in dem normalen Medium, dem Seewasser, zusammen (Herbst, 1897, 1904), doch scheint eine etwas größere Alkalinität des Wassers wenigstens die anfängliche Entwicklung zu begünstigen: Loeb (1898) konnte die Entwicklung (von Arbacia pustulosa) durch Zusatz einer geringen Quantität Natronlauge (NaOH) zu gewöhnlichem Meerwasser beschleunigen. Auch die Größe kann gesteigert werden.

Herbst stellte zunächst künstliches Seewasser her, um die Eliminierung und Ersetzung von Stoffen in der Hand zu haben. Anschließend an eine Analyse Forchhammers, die sich auf eine zwischen Sardinien und Neapel geschöpfte Probe bezieht, wurden in 1000 Teilen destilliertem Wasser gelöst: 30 Gewichtsteile Kochsalz (NaCl), 0·7 Kaliumchlorid (KCl), 5 Magnesiumchlorid ($MgCl_2$), 2·6 Magnesiumsulfat ($MgSO_4$), 1 Kalziumsulfat ($CaSO_4$); dann zu 1000 cm^3 eine Messerspitze phosphorsaurer Kalk hinzugefügt und nach 15 Stunden abfiltriert ($CaHPO_4$) und schließlich eine Messerspitze gefälltes Kalziumkarbonat zugesetzt, $\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ Stunden Kohlensäure durchgeleitet, die Lösung 12 Stunden ver-

schlossen stehen gelassen, filtriert, mit Luft geschüttelt und in flachen Glasschalen 24—48 Stunden mit nassem Filtrierpapier überdeckt aufgehoben. Sollte die Notwendigkeit eines Stoffes geprüft werden, so wurde dieselbe Herstellungsart angewandt, nur an Stelle der betreffenden Verbindung eine mit derselben äquimolekulare (also isotonische) gewählt, die den zu prüfenden Stoff nicht enthält. Es zeigte sich, daß von Beginn der Entwicklung an Chlor (Cl), Hydroxil-Ionen (OH), Natrium (Na), Kalium (K) und Kalzium (Ca) vorhanden sein mußten, während Sulfat (SO_4), Karbonat (CO_3) und Magnesium (Mg) erst auf späteren Stadien der Larve zugeführt zu werden brauchen; Phosphor (P) und auch Eisen (Fe) schienen zur Entwicklung überhaupt nicht unbedingt notwendig, obzwar das erstere stets im natürlichen Seewasser vorhanden ist.

Zur Eliminierung des Chlors wurde das Kochsalz (NaCl) durch Natrium formicicum (3·07% HCOONa äquimol. 3% NaCl), Chlorkalium (KCl) und Magnesiumchlorid ($MgCl_2$) durch Sulfate (0·12% K_2SO_4 + 0·4% $MgSO_4$) ersetzt; die Furchung verlief dann nicht bis zu Ende.

Das Natrium wurde durch Substituierung von Magnesiumchlorid ($MgCl_2$ ca. 3%) an Stelle von Kochsalz (NaCl) eliminiert; die Furchung war abnorm und lieferte höchstens 48 Zellen. Daß die ungünstigen Ergebnisse nicht etwa auf die Vermehrung des Magnesiumchloridgehaltes zurückzuführen sind, wurde durch einen Parallelversuch erwiesen, wo 1·34% Magnesiumchlorid noch zum NaCl-haltigen Seewasser zugesetzt wurde; trotz der dadurch erfolgten Erhöhung des osmotischen Druckes fand Gastrulation statt.

Die antagonistische Wirkung von Natrium (Zellauflockerung) und Kalzium (Zellverkittung) ist bereits gelegentlich der Ursachen des Zusammenhaltes der Furchungszellen (Kapitel VI) besprochen worden. Das Kalium und Magnesium können ohne erhebliche Konzentrationsänderung einfach in Wegfall gebracht werden.

Gab Herbst Seeigeleier in K-freies Seewasser, so starb Echinus gleich ab; Sphaerechinus furchte sich zwar, bildete aber kleine und trübe Blastulae [XVI, 2]; dies wird auf mangelnde Wasseraufnahme zurückgeführt; das Kalium begünstigt nämlich Wasseraufnahme; so sah Loeb Froschmuskeln (Gastroknemien) in einer KCl-Lösung um 45·7% ihres Gewichtes innerhalb 18 Stunden zunehmen, während die Zunahme in einer äqui-

molekularen (Na-Cl) Kochsalzlösung bloß 6% betrug. Magnesium ist zur Darmgliederung (und Wimperbewegung) notwendig.

Schwefel ist unentbehrlich zur normalen Entwicklung über Blastula und Gastrula hinaus [XVI, 1]. Die im Seewasser wirksamen Sulfate (SO_4) zeigen sich von Wichtigkeit namentlich für die Ausgestaltung und Richtung des Darmes, für die Pigmentbildung, für die Architektonik der Larvenform (Lage des Wimperringes, Bilateralität). Ferner fällt dem Sulfat die Rolle zu, eine Hypertrophie des Wimperschopfes der Echinuslarve zu verhindern, die durch Kalzium stark befördert wird; diese Steigerung kann so weit gehen, daß über die Hälfte der Larve mit langen Wimpern bedeckt sein kann [XVI, 3].

Endlich wirkt Sulfat (SO_4) und Magnesium an der Ausbildung des Pluteusskelettes mit, das vorzüglich aus den Karbonaten des Kalziums ($CaCO_3$) besteht. Im SO_4-freien Medium tritt eine abnorme unregelmäßige Lagerung der Kalkbildner ein, die sonst bilateral rechts und links vom Urdarm in einiger Entfernung vom After in Form zweier Dreistrahler angeordnet sind. Sie bleiben mehr oder weniger nahe an ihrem Entstehungsorte liegen, so daß sie den Urdarm dicht umlagern, anstatt sich entfernt von ihm dem Ektoderm anzuschmiegen [XVI, 4]. „Noch auffallender wird die Störung der normalen bilateralen Anordnung der Skelettbildner, wenn die Keime aus dem SO_4 freien in SO_4-haltiges Wasser zurückgebracht werden. Dann wandern nämlich die Kalkbildungszellen vom Urdarm fort und ordnen sich — im optischen Querschnitte gesehen — an der Peripherie unter dem Ektoderm in Form von mehr als zwei Dreistrahlern an.“

Über die Notwendigkeit des Kalziums für die Ausbildung des Pluteusskelettes liegen schon ältere Versuche von Pouchet und Chabry vor. Dieselben fanden bei chemischer Untersuchung von Eiern aus 15 Ovarien nur Spuren von Kalzium; da die Larven in ihrem künstlichen Ca-freien Seewasser stets zugrunde gingen, suchten die genannten Forscher das Ca in natürlichem Seewasser durch Ammonium-, Kalium- oder Natriumoxalat zu fällen; nur bei der letzteren Fällung konnte das Pluteusstadium überhaupt erreicht werden; die Plutei waren jedoch ohne Skelett und von sphärischer Gestalt [XVI, 5]. Nach Herbst ist Kalziumkarbonat (kohlensaurer Kalk) unentbehrlich zur Erlangung der Pluteuskalknadeln (Sphaerechinus, Echinus), auch bei Anwesenheit von Kalziumsulfat oder Kalziumchlorid. Aus $CaCO_3$-freien

Mischungen haben die Blastulae zusammengefaltetes Aussehen, namentlich bei Sphaerechinus. Je später die Larven in die $CaCO_3$-freie Lösung gebracht werden, desto runder wird der Pluteus, aber nie wird das Skelett ausgebildet; ja bei ausgebildeten Pluteis schwindet es in denselben Lösungen, in welchen Larven des gleichen Seeigels (Echinus) aus Eiern, die seit Besamung in der Lösung gewesen, noch rudimentäre Skelette erzeugten und diese auch nachträglich nicht verloren.

O. Maas (1904[1]) hat an Kalkschwämmen, insbesondere Sycandra setosa [XVI, 8—10], analoge Versuche über deren Aufzucht in kalziumkarbonatfreien Lösungen angestellt und ist hier zu ganz analogen Resultaten, wie die früheren Beobachter bei Seeigeln gelangt; auch hier ist die Ausbildung des Skelettes, das aus Kalkspatnadeln besteht, an dieses Kalziumsalz gebunden, während die Anwesenheit von anderen Kalziumsalzen (SO_4Ca u. a.) nicht genügt; von der Ausbildung des Skelettes ist aber auch hier die Ausbildung der schlauchförmigen Körperform abhängig, die betreffenden Skelettbildungszellen versuchen plasmatische Nadeln hervorzubringen; eine solche Grundlage scheint auch normalerweise als eine Art Netz in den kristallisierten Kalkspatnadeln vorhanden zu sein, da diese Nadeln durch Natronlauge in der Art angegriffen werden, daß die früher einheitlich auslöschende Kristallsubstanz nunmehr in viele kleinere Kristalle zerfällt (1904[2]).

Die $CaCO_3$-freien Schwammembryonen bleiben aber kugelig [XVI, 11] oder zerfallen in plattenartige Zellhaufen, die um mehrere Kavitäten angeordnet sein können, aber ohne Ausbildung der normalen Körperform zugrunde gehen. Ebenso beginnen die Zellen, welche normalerweise einen kalkfaserigen Wurzelschopf an einem Pole des Schwammes bilden, zarte, spinnenartige Geflechte herzustellen, die an mehreren Orten, abnorm gelagert, auftreten können, der Wurzelschopf selbst bleibt natürlich aus. Die erwähnten Unregelmäßigkeiten bedingt das Ausbleiben der Kalknadeln und nicht etwa die direkte Wirkung des veränderten $CaCO_3$-freien Wassers auf das Plasma. Dafür sprechen Maas' (1904[2]) Parallelversuche mit Kieselschwämmen (Gellius varians und eine Reniera-Art), die in $CaCO_3$-freiem Wasser ihre Kieselnadeln und normale Gestalt (mit Geißelkammern und Oskularrohr) ausbilden. Dabei war durch Maas' Methode der Seewasserdarstellung, nämlich Abdampfen und nachherige Wieder-

auflösung in entsprechenden Mengenverhältnissen, wobei jedoch der nunmehr unlösbar ausgeschiedene kohlensaure Kalk (CO_3Ca) und das Siliziumoxyd (SiO_2) nicht mehr zur Lösung gebracht wurden, auch der Beweis erbracht, daß die Larven der genannten Kieselschwämme bereits einen genügenden Vorrat an Siliziumoxyd besitzen, um das Skelett zu bilden.

In neueren Versuchen verwendet Maas (1906) künstliches Seewasser nach Herbsts Vorgang. „Die längere Einwirkung des kalkfreien Wassers bietet ein Mittel zur völligen Abtrennung der Körnerzellen [XVI, 8, 9], so daß schließlich nur eine rein aus Geißelzellen bestehende ‚Blastula' übrigbleibt. Man kann durch Übertragung solcher isolierter Geißelzellenhälften einer ehemaligen Amphiblastula in normales Seewasser über die Natur der beiden Larvenhälften und über die Potenzen der Zellen eine Vorstellung gewinnen. Die erwähnten Wimperblastulae, die der vorderen Hälfte entsprechen, können längere Zeit, noch über eine Woche, munter umherschwärmen. Veränderung der Geißelzellen, Umwandlung in Körnerzellen, wie sie von Minchin bei der normalen Asconlarve, von mir (Maas — Ref.) bei Oscarella beschrieben worden sind, finden dabei nicht statt. Solche Larven gelangen niemals zum Ansetzen; sie verhalten sich also durchaus wie die von Driesch gewonnenen ‚animalen' Teile des Echinidenkeimes." „Umgekehrt können Körnerzellenhälften der Larve allein, d. h. am Boden zurückgebliebene Haufen von Körnerzellen, denen die Geißelzellen davongeschwommen sind, nach Übertragung in normales Seewasser noch die Festheftung ausführen und einen gastralen Hohlraum zur Ausbildung bringen; doch ist bei diesen Fällen nicht ganz sicher, ob es sich um rein ‚vegetative' Hälften handelt."

„Wenn man weniger veränderte Amphiblastulalarven, also solche, bei denen noch genügend Körnerzellen vorhanden sind und der Zellenverband kaum merklich gelockert ist, aus dem gänzlich kalkfreien Wasser in normales überträgt, so ist eine Erholung und Erzielung eines funktionierenden Schwämmchens mit Poren, Osculum und Nadeln noch möglich."

Bei nachträglicher Entziehung von Kalk werden die Kalknadeln in lebenden frühen Stadien eher aufgelöst, als die späterer Stadien oder toter Schwämme. Wahrscheinlich sind die kräftigere Kohlensäureabscheidung der jungen Tiere und Freßprozesse der Bildungszellen hierbei beteiligt.

Inwieweit bei einer und derselben Form ein Ersatz der skelettbildenden Substanz durch andere stattfinden kann, will Maas in weiteren Versuchen ermitteln, wie solche von Herbst in Fortsetzung seiner bereits erwähnten Arbeiten am Seeigelei vorliegen.

Herbst (1901) kam zu dem Resultate, daß Sulfate durch andere Schwefelverbindungen nur dann ersetzt werden können, wenn aus diesen Sulfate entstehen. Selenate und Tellurate konnten an Stelle von Sulfaten auch nicht Verwendung finden, obzwar Selen und Tellur die dem Schwefel ähnlichsten Elemente sind. Wurde Chlor durch eine äquimolekulare Menge Brom ersetzt (3% $NaCl$ durch 5·28% $NaBr$ usw.), so konnte dürftige Entwicklung stattfinden; äquimolekulares Jod konnte Chlor nicht ersetzen. Dasselbe galt für Polypen von Tubularia mesembryanthemum und Eier des Fisches Labrax lupus. Kalzium ist weder durch Magnesium noch Strontium (Sr) oder Baryum (Ba) bei der Skelettbildung vertretbar, ebensowenig wie bei Seeigeln auch bei Wirbeltieren. Interessant ist der Einfluß von Rubidiumchlorid und Caesiumchlorid an Stelle des Kaliumchlorides. Verwendet man äquimolekulare Mengen (0·08% KCl mol. = 0·13% $RbCl$ mol. = 0·18% $CsCl$), so erhält man nicht das jeweils günstigste Resultat, weil die Wirkungsstärke äquimolekularer Lösungen von KCl, $RbCl$ und $CsCl$ mit steigendem Molekulargewichte dieser Verbindungen zunimmt. Außerdem sind die Optima für die verschiedenen Prozesse der Entwicklung verschieden; wenn die für die Größenzunahme und das normale, helle Aussehen der Larven günstigste Konzentration erreicht ist, ist die Konzentration für die Gerüstabscheidung bereits überschritten, so daß sonst sehr gut entwickelte Plutei in solchen Lösungen nur rudimentäres Skelett aufweisen.

b) Schädlichkeit.

Besteht die schädliche Veränderung des umgebenden Mediums nicht in dem Entzuge oder unzureichenden Ersatze notwendiger Stoffe, sondern in dem Zusatze von Substanzen, die normalerweise gar nicht einzugreifen pflegen oder durch entgegengesetzt wirkende in ihrem Einflusse gehemmt werden, so spricht man von einer Giftwirkung. Namentlich Loeb hat in einer Reihe von Arbeiten (1901[3], 1902[2], Loeb und Gies 1902) gezeigt, daß auch die in dem normalen Medium einer Tierart vorkommenden Stoffe eine schädliche Wirkung entfalten können, sobald andere

Stoffe fehlen, die normalerweise zum „physiologischen Gleichgewichte“ notwendig sind.

„Wenn man frisch befruchtete Seeigeleier in eine $\frac{5}{8}$n NaCl-Lösung bringt, so entwickeln sich die Eier nicht. Es tritt meist nicht einmal eine Furchung ein. Fügt man nun eine kleine Menge eines zweiwertigen Kations, beispielsweise Kalzium, hinzu, so vermag das die Giftwirkung der Natriumionen nicht aufzuheben. Es entwickelt sich kein schwimmender Embryo (Blastula), obwohl die Eier ihren Furchungsprozeß beginnen können. Der entgiftende Einfluß der Kalziumionen auf die Natriumionen tritt aber sofort ein, wenn man der Lösung einen zweiten Körper (‚Zwischenkörper‘), nämlich eine kleine Menge Kaliumionen, zusetzt. In dem Falle bilden die Eier nicht nur schwimmende Embryonen (Blastulae und Gastrulae), sondern die letzteren können auch die volle Lebensdauer der Ceteris paribus in normalem Seewasser gezüchteten Larven erreichen (zirka 8—10 Tage in meinen [Loebs — Ref.] Versuchen).

„Setzt man die Kaliumionen allein (ohne die Kalziumionen) zu, so vermag die Furchung eine Reihe von Stunden weiterzugehen, ja das Blastulastadium mag in besonders günstigen Umständen erreicht werden, aber dann kommt alles zum Stillstand. Das Kalium allein hat also nur einen geringen Einfluß“ (1901, S. 75).

Überhaupt scheint die Wertigkeit des Kations eine große Rolle zu spielen. An dieser Stelle kann auf die Theorien Loebs nicht weiter eingegangen werden, da dieselben ohne weitgehende Auseinandersetzungen über den Lebenszustand unverständlich bleiben würden, diese aber nicht mehr in dem Rahmen der „Embryogenese“ Platz finden sollen.

Giftwirkungen von Stoffen, die nicht normalerweise im umgebenden Medium vorkommen, können entweder von Interesse sein, weil sie die Wichtigkeit der chemischen Zusammensetzung auch bei Flüssigkeiten gleicher Konzentration demonstrieren — vgl. z. B. den Einfluß von Zuckerlösungen auf Froscheier nach Gurwitsch (1896) und Jenkinson (1906) — oder weil sie besondere formative Wirkungen hervorbringen, z. B. das Lithium nach Herbst (1895) bei Seeigeleiern „Exogastrulation“ [XVI, 6], nach Gurwitsch bei Froscheiern radiärsymmetrische Gastrulae und nach Morgan verschiedene Mißbildungen; die Borsäure nach Roux (1889, vgl. 1895, II., S. 887) an Froschembryonen „Teleskop-

nase". Endlich ist die chemische Seite der Frage interessant, weil zwischen dem Grade der Giftwirkung und der chemischen Konstitution verwendeter Giftreihen ein gesetzmäßiger Zusammenhang sich nachweisen läßt.

So nimmt nach Herbsts Versuchen an Seeigeleiern (1893) überhaupt mit steigendem Molekulargewichte bei Salzen einbasiger Säuren eines und desselben Salzes die Wirkungsstärke ab. Es wirken also Lithiumsalze stärker als Kalium-, diese etwas stärker als die analogen Natriumverbindungen bei gleicher Konzentration der Lösungen.

Zur Hervorbringung der erwähnten „Exogastrulae" durch Lithium ist infolge der stärkeren Wirkung Lithiumchlorid ($42\frac{1}{2}$ Molekulargewicht) am geeignetesten; schwächer wirkt Lithiumbromid (87 M.), am schwächsten Lithiumjodid (134 M.) was ebenfalls mit der angegebenen Regel in Einklang steht.

Nach Bataillon (1901) wären weder die Rohrzucker- noch die Lithium- oder sonstigen Salzlösungen infolge verschiedener chemischer Einwirkung, sondern einzig und allein infolge des verschiedenen molekularen Druckes gleicher Konzentrationen wirksam; isotonisch gemachte Lösungen sollen auf Froscheier stets denselben Effekt hervorbringen.

Sicher sind die Lithiumformen und die bei anderer Salzeinwirkung erhaltenen Formen nicht nur auf dem einen Wege erhältlich; Exogastrulation kann z. B. auch durch schädigende Wärmegrade erhalten werden (Driesch 1892).

Féré (1894[3, 4]) untersuchte die Giftigkeit von Alkoholen durch Injektion in Hühnereier; es erwies sich in der Reihe Ethylalkohol, Methylalkohol, Propylalkohol, Butyl-, Amyl-Alkohol stets das nachfolgende Glied giftiger als das vorangehende. Die Isoalkohole waren stärker giftig als die korrespondierenden anderen Alkohole. Azeton wirkte wie Ethylalkohol. In neuester Zeit hat Fühner (1904) für Seeigeleier (Strongylocentrotus lividus) noch präzisere Angaben gemacht.

„In der homologen Reihe der einwertigen, gesättigten primären Alkohole nimmt die Wirksamkeit für die normalen Glieder (Glieder mit unverzweigter Kette) um ein Konstantes zu. Jedes folgende Glied ist dreimal so wirksam als das vorhergehende. Die Glieder mit verzweigter Kette und die sekundären Alkohole sind weniger wirksam als die erstgenannten."

Über die Einwirkung heftiger Gifte, Nikotin, Morphium,

Strychnin, Chloralhydrat, Chloroform, Kokain, Chinin, haben O. und R. Hertwig (1887) an Seeigeleiern in verschiedenen Entwicklungsstadien experimentiert; eine bestimmte Gesetzmäßigkeit in bezug auf die chemische Zusammensetzung der Gifte scheint nicht verfolgt worden zu sein.

2. Feuchtigkeit.

a) Notwendigkeit.

Zur normalen Entwicklung der Tiereier ist ein gewisses Maß von Feuchtigkeit notwendig, das aber innerhalb weiter Grenzen zu schwanken vermag. Namentlich bei den Amphibien finden sich solche Fälle. P. Kammerer hat hierüber ausgedehnte Untersuchungen angestellt, deren Hauptgewicht allerdings auf dem Gebiete der Artbildung liegt. Hier mögen nur kurz zwei Ergebnisse zitiert sein:

„Embryonen von Salamandra atra, welche durch Operation aus dem Uterus des mütterlichen Tieres befreit werden, lassen sich schon vom ‚zweiten Stadium' an (nach Verlassen der Eihülle) im Wasser aufziehen" (1904).

„Zuerst zeitigen wir Alytes-Laich in seinem Normalmedium, das ist auf dem Lande, und verfolgen bei den ausschlüpfenden, ins Wasser drängenden Larven einen im Vergleich zu dem anderer Anuren vielmal längeren Entwicklungsgang; wir zeitigen zugleich auch Hyla-Laich auf dem Lande und erhalten Larven, die ebenfalls ein Jahr, statt nur mehrere Wochen, zu ihrer Ausbildung benötigen. Dann bringen wir Hyla-Laich in seinem Normalmedium, das ist im Wasser, zur Reife und die im Mai daraus geborenen Larven verwandeln sich schon im August des nämlichen Jahres; ebenso wenn Alytes-Laich sich abnormerweise im Wasser entwickelt: aus den Larven entstehen in gleich kurzer Zeit die jungen Kröten" (1906).

b) Schädlichkeit.

Hingegen gelang es Kammerer (1904, S. 189 mit Literatur) nicht, befruchtete Eier von Salamandra atra (im Gegensatze zu denen von Maculosa! — S. 237) die dem Ovidukte oder Uterus entnommen waren, im Wasser zu Embryonen aufzuziehen. Die Furchung nahm anfänglich ihren Fortgang, dann trat aber Aufquellung der Eier und nach einigen Wochen der Tod ein.

3. Dichte.

a) Notwendigkeit.

Wiederholt, gelegentlich der Befruchtung, der Kernteilung und des Einflusses des chemischen Mediums, ist auf die Wichtigkeit der Beachtung der Lösungskonzentration hingewiesen worden. Im allgemeinen erwies es sich, daß zwei Lösungen nicht dann die gleichen Wirkungen ausüben, wenn sie gleichen Prozentgehalt eines Stoffes (spezifische Dichte), sondern wenn sie den gleichen molekularen Druck („Isotonie") besitzen (vgl. namentlich Bataillon, Herbst, Jenkinson, Loeb).

b) Schädlichkeit.

Über die schädigenden Wirkungen verdünnter Luft hat Giacomini (1894) an Hühnereiern Versuche angestellt.

4. Mechanische Agentien (Druck, Operation).

a) Notwendigkeit.

Aus den Versuchen über das verschiedene Verhalten von Blastomeren bei Formen mit regulationsfähigem Plasma, je nachdem die Blastomere mit der gegenseitigen in völligem Kontakt steht (Halbbildung) oder von ihr getrennt ist (Ganzbildung), kann wohl geschlossen werden, daß normalerweise der Druck der Zellen gegeneinander für die Organbildung eine gewisse Rolle spielt. Dasselbe ergibt sich aus der an jeder Zelle allseitig gleichen Ausbildung bei Lockerung des Zellverbandes durch Kalkentzug (vgl. Herbst 1899, Wilson 1904 [2, 3]).

b) Schädlichkeit.

Eine Verstärkung des Druckes nach bestimmten Richtungen führt nach King (1906) zur Rückbehaltung von Polkörperchen im unbefruchteten Seesternei. Die Abänderung des Furchungsverlaufes durch Druck oder andere mechanische Eingriffe ist oben (Kapitel VIII) ausführlich behandelt worden, es kann daher eine Wiederholung unterbleiben. Durch Anschnitte am Hühnerei erhielt Schrohe bereits 1862 Monstra, z. B. solche mit zwei Herzen.

5. Schwerkraft.

a) Notwendigkeit.

Wir haben gesehen, daß die Entwicklung der Froscheier nach den Versuchen Roux', die von einer Reihe anderer Forscher

(Moszkowski 1902, Morgan 1904[1]) bestätigt wurden, von einer bestimmten Lage zur Schwerkraft unabhängig ist. Das steht nicht damit im Widerspruche, daß bei Umkehrung der Eier abnorme Bildungen zustande kommen; es ist dies, wie die Versuche von Born, Schultze, Wetzel und Morgan gezeigt haben, eine Folge der Umordnung verschieden schwerer Substanzen, welche die normale Entwicklungsfolge stören.

b) Schädlichkeit.

Während manche Eier, z. B. diejenigen der Gottesanbeterinnen, jede beliebige Stellung zum Erdmittelpunkte während ihrer ganzen Entwicklungszeit annehmen können, ohne die geringste Störung zu erfahren, sind andere gegen die Umkehr empfindlicher, indem sie bloß verkrüppelte Larven auskriechen lassen, z. B. diejenigen des Wasserkäfers (Hydrophilus) nach Megušar (1906). Die letzteren sind normalerweise durch einen eigenen Mast des im Wasser schwimmenden kahnartigen Kokons senkrecht orientiert, während der Eikokon der Gottesanbeterinnen in beliebiger Lage an Steinen, Stengeln oder Sträuchern zur Ablage gelangt. Schädlich ist ferner auch eine Zentrifugalkraft solcher Stärke, daß sie die Eisubstanzen bloß ihrer Schwere nach schichtet, also ihre zur Differenzierung notwendige gegenseitige Lagerung stört (vgl. O. Hertwig 1897, Lillie 1906, Morgan 1906).

6. Elektrizität (und Magnetismus).

a) Notwendigkeit.

Angaben über Versuche, wie sie z. B. an Pflanzen durch Drahthauben zum Ausschluß der atmosphärischen Elektrizität ausgeführt worden sind und zum Erweise ihrer Nützlichkeit geführt haben, konnte ich bezüglich der Tiere nicht auffinden.

b) Schädlichkeit.

Das Auftreten der „Framboisia“ bei der Einwirkung elektrischer Ströme auf Froscheier ist gelegentlich der Versuche Roux' über die Anordnung der Furchungszellen (Kapitel VI) hingewiesen worden. Auch Rossi (1896) erhielt bei Eiern von Salamandrina perspicillata keine andere Wirkung des elektrischen Stromes als die anderer schädigender Faktoren; mangelhafte Segmentierung des weißen Poles, unregelmäßige Furchung.

Über den Einfluß von Magnetismus auf das befruchtete Vogelei hat Maggiorini (1879) Versuche angestellt: Tauben-, Hühner- und Kanarienvogeleier erlitten zuerst eine Hemmung der Entwicklung, zeigten aber später Beschleunigung des Auskriechens bei hoher Vitalität, aber geringerer Größe und defektem Halsgefieder, wenn unter dem Brutkorbe oder Brutkasten ein Magnet angebracht worden war. Eine spätere Bestätigung dieser merkwürdigen Befunde scheint jedoch nicht vorzuliegen.

7. Licht und sonstige strahlende Energie.

a) Notwendigkeit.

Bei vielen Tieren erfolgt die Entwicklung unter solchen Bedingungen, daß eine Beteiligung des Lichtes an der normalen Entwicklung von vornherein ausgeschlossen erscheint: es sei an die Höhlen- und Tiefseetiere, dann an Tiere mit völlig lichtundurchlässigen Eihüllen, endlich an diejenigen erinnert, bei welchen die Embryonalentwicklung innerhalb eines undurchsichtigen Muttertieres erfolgt.

Bei manchen Tieren kann Lichtmangel verzögernd auf das Ausschlüpfen wirken, doch scheint dies mehr auf den Ausfall des Bewegungsreizes zur Sprengung der Eihülle, als auf Verlangsamung des Differenzierungsprozesses zurückführbar. So tritt bei Gottesanbeterinnen (Sphodromantis bioculata) auch eine bedeutende Verzögerung ein, wenn der Eikokon nach Ausschlüpfen der ersten Larve ins Dunkle gestellt wird, obzwar normalerweise alle Jungen am gleichen Tage das Ei verlassen (Przibram 1906). Die ganze postembryonale Entwicklung dieses Tieres kann ebenfalls im Finstern durchgeführt werden, und zwar ohne Einfluß auf die Färbung. Nach Yung (1878) kann völlige Finsternis verzögernd auf die Entwicklung von Froschlarven wirken, jedoch nicht dieselbe verhindern.

b) Schädlichkeit.

Schnetzler (1874) gibt an, daß unter grünem Glase Froschlarven eine Verzögerung der Entwicklung erfahren, was Yung (1878) auch für Rot bestätigt. Eigene Versuche an Sphodromantis (1906) ergaben einen ungünstigen Einfluß der grünen, roten und gelben Gläser, doch ist vielleicht die starke Erwärmung der verwendeten Metallkäfige schuld, da das rote Glas weniger durchsichtig war

und nicht entsprechend mehr Wärmestrahlen durchgelassen haben mag. Jedenfalls sind blaue und violette Gläser günstiger, und zwar auch günstiger als weiße, wie es schon Yungs Versuche an Eiern von Rana temporaria, esculenta, Salmo trutta (Forelle) und Limnaea stagnalis (Spitzhornschnecke) ergeben haben. Er hatte violett, blau, gelb und weiß in abnehmendem Maße günstiger als Dunkelheit gefunden, rot und grün noch schädlicher als diese. Es scheint also die normale weiße Beleuchtung eine gewisse Schädlichkeit zu besitzen. Röntgen- und Radiumstrahlen vermögen schädigend auf die Eientwicklung einzuwirken. Diese Vesuche haben für die Zoologie mit Ausnahme der zitierten Arbeiten Turs und einer neuesten Arbeit von Bardeen (1907) wohl nur geringes Interesse, es möge der Hinweis auf die Literatur in Bardeen: „Abnormal development of Toad ova fertilized by Spermatozoa exposed to the Roentgen-rays“ (J. of Exp. Z. IV. Nr. 1. 1—44. 1907) genügen.

8. Wärme.

a) Notwendigkeit.

Für alle Tiereier ist ein gewisses Maß von Wärme erforderlich, wenn sie überhaupt sich zu entwickeln beginnen sollen. Diese Temperatur ist freilich für verschiedene Arten recht verschieden. Während die Forelleneier bei wenig Graden über dem Eispunkte sich entwickeln, fand ich bei den Gottesanbeterinnen bereits unter 17° C die Entwicklung unmöglich. Im allgemeinen wird die Entwicklung mit zunehmender Temperatur beschleunigt, und zwar ist die Geschwindigkeit zwei bis dreimal gesteigert, wenn eine um 10° C höhere Temperatur einwirkt (Vant Hoffs Regel). Dieses für chemische Reaktionen, aber auch andere anorganische Prozesse gültige Gesetz fand O. Hertwig (1896) an Froscheiern, Peter (1905) an Seeigeleiern bestätigt. Das Gesetz hat im Organischen eine auch über die Eientwicklung hinausreichende Gültigkeit und erheischt daher ein näheres Eingehen dort, wo es sich um den Lebenszustand im allgemeinen handelt. Nach Galloway (1900) läge der günstige Einfluß der Wärme bei Amphibieneiern an der vermehrten Wasseraufnahme.

b) Schädlichkeit.

Mit zunehmender Temperatur wird endlich ein Grad erreicht, der den Lebensprozeß überhaupt und damit auch die

Embryonalentwicklung vernichtet. Über den Einfluß solcher schädlichen Temperaturen sowie auch der zu niedrigen vergleiche: Dareste (1891) für das Hühnchen, H. D. King (1903) für die Kröte (Bufo lentiginosus), O. u. R. Hertwig (1887), O. Hertwig (1890), Driesch (1892) u. a. m. für Seeigel.

Driesch fand, daß Blastulae von Sphaerechinus granularis, etwa 18—27 Stunden nach der Befruchtung bei 15° C in den Wärmeofen (30° C) mit nicht zu wenig Wasser gebracht, nach weiteren 18 Stunden einen kleinen Auswuchs, die in verkehrter Richtung gewachsene Anlage des Urdarmes, aufwiesen, im übrigen munter umherschwammen. [XVI, 7]. Der ausgestülpte Darm kann sich in drei Teile gliedern, schrumpft aber dann und kann völlig verschwinden (Anenteria).

Vergleichen wir den Einfluß, welchen die äußeren Faktoren auf die Embryogenese der Tiere ausüben, mit den inneren Entwicklungsfähigkeiten der tierischen Eier, so finden wir zwar chemische Zusammensetzung, Feuchtigkeit und Konzentration des äußeren Mediums, Wärme und bis zu einem gewissen Grade manchmal Schwerkraft und Beleuchtung notwendig für den normalen Ablauf der Embryonalentwicklung; allein oft können innerhalb sehr weiter Grenzen die äußeren Bedingungen schwanken, ohne daß die typische Entfaltung der tierischen Form unterbliebe. Die natürlichen Verhältnisse sind nicht einmal immer die günstigsten: es sei an den Einfluß von Alkali im Seewasser, von violettem oder blauem Lichte gegenüber weißem erinnert.

Der Einfluß der äußeren Faktoren tritt gegenüber den inneren Bildungsfaktoren der tierischen Embryogenese in den Hintergrund, so daß diese im allgemeinen als eine fast vollkommene Selbstdifferenzierung im Sinne Roux' bezeichnet werden kann.

Literatur.

(Theoretische Schriften allgemeiner Natur sind nicht aufgenommen worden.)

I. Handbücher über experimentelle Embryogenese und Entwicklungsmechanik.

Haacke Wilhelm, Grundriß der Entwicklungsmechanik. Leipzig, Georgi, 1897. [Älteste Darstellung des Gebietes, stark spekulativ.]

Hertwig Oskar, Allgemeine Biologie. Zweite Auflage des Lehrbuches „Die Zelle und die Gewebe". Jena, Fischer, 1906. [Berücksichtigt nur in geringem Maße die Versuche der letzten Jahre.]

— — Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena, Fischer, 1906. 3 Bände [in 6 Einbanddecken; sehr ausführliche Behandlung der verschiedenen Probleme, von verschiedenen Autoren bearbeitet; meist auf Wirbeltiere beschränkt.]

Korschelt E. und **Heider K.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, 1. (und 2.) Lieferung. Jena, Fischer, 1902. [Ausführliche Darstellung der Versuche namentlich bei wirbellosen Tieren].

Labbé Alphonse, La cytologie expérimentale, Paris, Masson, 1898. [Sehr kurze Zusammenfassung von Versuchen und Theorien].

Loeb Jacques, Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. (Übersetzung aus dem Englischen.) Leipzig, Barth, 1906. [Enthält größtenteils die Untersuchungen des Verfassers, welche im Literaturverzeichnis III. weiter unten einzeln angeführt werden.]

Maas Otto, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik). Wiesbaden, Bergmann, 1903. [Anerkannt bestes Buch für die erste Einführung in die Probleme der experimentellen Entwicklungsgeschichte, mit 135 Textfiguren.]

Morgan T. H., Die Entwicklung des Froscheies. Eine Einleitung in die experimentelle Embryologie. Nach der 2. englischen Auflage übersetzt von B. Solger. Leipzig, Engelmann, 1904. [Gute Einführung mit Abbildungen, fast ausschließlich auf das Froschei beschränkt.]

Przibram Hans, Experimentelle Biologie der Seeigel. (Experimentelle Morphologie, Entwicklungsphysiologie usw.) Bronns Klassen und Ordnungen

des Tierreiches. II. 3. Echinodermen D. Leipzig, C. F. Winter, 1902. [Ausführliche Darstellung der Versuche an Seeigeln unter Berücksichtigung der übrigen Echinodermen.]

Przibram Hans, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere. Leipzig und Wien, Deuticke, 1904. [Enthält in den Kapiteln 6—8 eine sehr gedrängte Übersicht der Versuche über Zeugung, notwendige Stoffe und Eibau; keine Abbildungen.]

Roux Wilhelm, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Roux' Vorträge und Aufsätze. Heft I. Leipzig, Engelmann, 1905. [Übersicht der Probleme und Erfolge des von Roux ins Leben gerufenen intensiven Studiums der Entwicklungsmechanik; keine Abbildungen.] Vgl. auch Literaturverzeichnis III.

Wilson E., B., The Cell in Development and Inheritance. New York, Macmillan, 1902. [Enthält auch eine Darstellung der Eiversuche mit Abbildungen; gute Übersicht der Zellprobleme im allgemeinen.]

Ziegler Heinrich Ernst, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtung der experimentellen Embryologie. Jena, Fischer, 1902. [Enthält Hinweise auf die Versuche an Fisch- und Amphibieneiern, mit gelegentlichen Abbildungen.]

II. Periodische Referate.

L'année biologique, herausgegeben von Delâge. Paris (jährlich seit 1895).

Driesch Hans, in **Merkel-Bonnets** Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, unter verschiedenen Titeln:
Bd. VIII. 1898. Resultate u. Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere.
Bd. XI. 1901. Neue Antworten u. neue Fragen der Entwicklungsphysiologie.
Bd. XIV. 1904. Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905.

— — in Asher-Spiros Ergebnissen der Physiologie. Wiesbaden, Bergmann. II. Abteilung: Biophysik. Jahrgang 1906: Die Physiologie der tierischen Form. [Mit Abbildungen.]

Oppenheimer Karl und **Michaelis L.,** Biophysikalisches Zentralblatt. Berlin, Gebrüder Bornträger. [Referate der einzelnen Arbeiten in kurzer Erscheinungsfrist.]

Schwalbes Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. (Jährlich seit 1895.) (Kapitel Entwicklungsmechanik, bearbeitet von Endres, Mehnert und Weidenreich, Gebhardt, Triepel.) Jena, Fischer.

III. Originalabhandlungen.

Römische Ziffern bedeuten die Zahlen des Bandes, arabische Ziffern die Seitenzahlen, arabische fettgedruckte bedeuten Jahreszahlen. Nr. = Nummer des Heftes.
L.! bedeutet: weitere Literaturnachweise enthaltend.

[A. f. Entwm. = Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. (Leipzig, Engelmann.) J. of Exp. Z. = The Journal of Experimental Zoology. (R. G. Harrison, Editor; Baltimore U. S. A.)]

Assheton R., An experimental Examination into the Growth of the Blastoderm of the Chick. Proceedings Royal Society. LXIII. **1896.**

Babák Edward, Über die Beziehung des zentralen Nervensystems zu den Gestaltungsvorgängen der Metamorphose des Frosches. Archiv für die gesamte Physiologie. CIX. 78—82. **1905.**

Barfurth Dietrich, Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. A. f. Entwm. II. 303—351. **1895.**

Bataillon E., La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. A. f. Entwm. XI. 149—183. **1901[1].**

— — Etudes expérimentales sur l'evolution des Amphibiens. Le degrès de Maturation etc. XII. 610—655. **1901[2].**

— — Nouveaux essais de Parthénogénèse experimentale chez les Vertébrés inférieurs (Rana et Petromyzon). A. f. Entwm. XVIII. 1—56. **1904.**

Béclard J., Note relative à l'influence de la lumière sur les animaux. Comptes rendus Académie sciences. Paris. VI. **1858.**

Born G., Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur. 1—10. **1894.**

— — Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. A. f. Entwm. IV. 349—465, 517—623. **1897.**

Boveri Theodor, Über partielle Befruchtung. Sitzungsberichte der Morphologisch-physiologischen Gesellschaft München. IV. p. 64. **1889.**

— — Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier usw. A. f. Entwm. II. 394—443. **1896.**

— — Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Gesellschaft Würzburg. **1897.**

— — Über die Polarität des Seeigeleies. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft Würzburg. XXXIV. 145—176. **1901.**

— — Über die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie. XIV. 4. p. 630. **1901.**

— — Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. Ebenda. XXXV. 67—90. **1902.**

— — Über das Verhalten des Protoplasmas bei monozentrischen Mitosen. Ebenda. XXXVI. (Sep. 1—9). **1903.**

— — Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit. Ebenda. XXXVII. (Sep. 1—5.) **1904.**

— — Zellenstudien. 5. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena, (1—80). **1905.**

— — und **Stevens N. M.**, Über die Entwicklung dispermer Ascariseier. Zoologischer Anzeiger. XXVII. Nr. 12/13. 406—407. **1904.**

Brachet A., Recherches expérimentales sur l'oeuf non segmenté de Rana fusca. A. f. Entwm. XXII. 325—341. **1906.**

Braus Hermann, Einige Ergebnisse der Transplantation bei Bombinatorlarven. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. 53. **1904.**

— — Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anatomischer Anzeiger. XXVI. 434—479. **1905.**

— — Ist die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig? Experimentelle Beiträge zur Morphologie. I./1. (Auch in Gegenbauers Morphologischem Jahrbuch.) 38—119. **1906[1].**

Braus Hermann, Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Ebenda. I/2. 139—220. **1906[2].**

— — Über das biochemische Verhalten von Amphibienlarven. A. f. Entwm. XXII. 564—580. **1906[3].**

Bullot G., Artificial Parthenogenesis and regular segmentation in an Annelid (Ophelia). A. f. Entwm. XVIII. 161—170. **1904.**

Bunting Martha, The Origin of the sex cells in Hydractinia and Podocoryne and the development of Hydractinia. Journal of Morphology. IX. 223—286. **1894.**

Castle W. E., The early Embryology of Ciona, Bulletin Museum Comparative Zoology. XXVII. **1896.**

Chabry L., Embryologie normale et tératologique des Ascidiens. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XXIII. 167—319. **1887.**

Chun C., Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für Leuckart. 77. **1892.**

Conklin Edwin G., The Organization and Cell-Lineage of the Ascidian Egg. Journal Academy Natural Sciences. Philadelphia. XIII. **1905[1].**

— — Organ-Forming Substances in the Eggs of Ascidians. Biological Bulletin. **1905[2].**

— — Mosaic Development in Ascidian Eggs. J. of Exp. Z. II. 146—223. **1905[3].**

— — Does half of an Ascidian Egg give rise to a whole larva? A. f. Entwm. XXI. 727—753. **1906.**

Crampton H. E., Experimental Studies on Gasteropod development. A. f. Entwm. III. 1—19. **1896.**

— — The Ascidian half embryo. New York Academy of Science. X. **1897.**

Dareste Camille, Recherches sur la production artificielle des Monstruosités ou Essais de Tératologie expérimentale. 2. Auflage. Paris (Reinwald). 1—590. (Zusammenfassung 557). **1891.**

Dean Bashford, The early development of Amia. Quaterly Journal Microscopical Science. XXXVIII. 413—444. **1896.**

Dehner Hans, Über die sogenannte parthenogenetische Furchung des Froscheies. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft. Würzburg. N. F. XXVI. Nr. 1—17. **1892.**

Delâge, Yves, Embryons sans noyau maternel. Comptes rendus Acad. Sciences. Paris. CXXVII. Nr. 15. 10. Oct. **1898.**

— — Etudes sur la Mérogonie. Archives de Zoologie expérimentale. (3) VII. Nr. 3. 382—417. **1899.**

— — Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique chez les Echinodermes. Archives de zoologie expérimentale (3). IX. 285. **1901.**

— — Nouvelles recherches sur la Parthénogénèse expérimentale chez Asterias glacialis. Ebenda. (3) X. 213. **1902.**

— — Elevage des larves parthénogénetiques d'Astarias glacialis. Ebenda. (4). II. 21. **1904[1].**

— — La parthénogénèse par l'acide carbonique. Ebenda. (4). II. 43. **1904[2].**

Dewitz F., Kurze Notiz über die Furchung von Froscheiern in Sublimatlösung. Biologisches Zentralblatt. VII. p. 93. **1888.**

Dragendorf Otto, Experimentelle Untersuchungen über Regenerationsvorgänge am Auge und an der Linse bei Hühnerembryonen. Inaugurationsdissertation. Rostock. (Adlers Erben.) 1—47. **1903.**

Dreyer Friedrich, Ziele und Wege biologischer Forschung beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena, Fischer, **1892.**

Driesch Hans, Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. LIII. 160. **1891.**

— — III. Die Verminderung des Furchungsmateriales und seine Folgen. Ebenda. LV. 1. **1892[1].**

— — IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen. Ebenda. LV. 10. **1892[2].**

— — V. Von der Furchung doppelt befruchteter Eier. Ebenda. LV. 29. **1892[3].**

— — VII. Exogastrula und Anenteria. Mitteilungen der zoologischen Station Neapel. XI. 221. **1893[1].**

— — VIII. Über Variation der Mikromerenbildung. Ebenda. XI. 226. **1893[2].**

— — IX. Über die Vertretbarkeit der „Anlagen" von Ektoderm und Entoderm. Ebenda. XI. 232. **1893[3].**

— — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinidenkeimes. Anatomischer Anzeiger. VIII. 348. **1893[4].**

— — Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. A. f. Entwm. I. 398. **1895[1].**

— — Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Ebenda. II. 169. **1895[2].**

— — Über den Anteil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsresultaten. Ebenda. III. 295. **1896[1].**

— — Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Ebenda. III. 362. **1896[2].**

— — Betrachtungen über die Organisation der Eier und ihre Genese. Ebenda. IV. 75. **1896[3].**

— — Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwicklung der Echinodermen. Ebenda. IV. 247. **1896[4].**

— — Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Ebenda. VI. **1898.**

— — Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Ebenda. VIII. 35. **1899[1].**

— — Studien über das Regulationsvermögen. III. Notizen über die Auflösung und Wiederbildung des Skelettes von Echinidenlarven. Ebenda. IX. 137. **1899[2].**

— — Studien über das Regulationsvermögen. IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Ebenda. X. 411. **1900[1].**

— — Die isolierten Blastomeren des Echinideneies. Ebenda. X. 362. **1900[2].**

— — Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeimes. Ebenda. XIV. 500. **1902[3].**

— — Drei Aphorismen zur Entwicklungsphysiologie jüngster Stadien. Ebenda. XVII. 41. **1903[1].**

— — Über Änderungen der Regulationsfähigkeiten im Verlaufe der Entwicklung bei Aszidien. Ebenda. XVII. 54. **1903[2].**

— — Zur Zytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. Ebenda. XIX. 648. **1905[1].**

— — Über das Mesenchym von unharmonisch zusammengesetzten Keimen der Echiniden. Ebenda. XIX. 658. **1905[2].**

Driesch Hans, Altes und Neues zur Entwicklungsphysiologie des jungen Asteridenkeimes. Ebenda. XX. 1. **1905[3].**

— — Studien zur Entwicklungsphysiologie der Bilateralität. Ebenda. XXI. 756. **1906.**

— — und **Morgan T. H.,** Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. A. f. Entwm. II. 204. **1895.**

Durham Florence, On the presence of Tyrosinases in the skins of some pigmented Vertebrates. Proceedings Royal Society London. LXXIV. 1. Dezember. **1904.**

Eismond J., Über einige Fälle von anormaler Entwicklung der Eier bei Toxopneustes lividus. Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium Warschau. Lieferung 1. Beilage Ref. A. f. Entwm. I. 443. **1895.**

Eismond J., Experimente an Selachiereiern. Arbeiten des zootomischen Laboratoriums der Universität Warschau (russisch). **1903.**
[Referat von R. Weinberg, Schwalbes Jahresberichte, Anatomie und Entwicklungsgeschichte. IX. Abteilung 2. 283. **1904.**]

Endres Hermann, Anstichversuche an Froscheiern. Sitzungsberichte der zoologisch-botanischen Sektion der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur. 15. November **1894.**

— — Über Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. Ebenda. 18. Juli **1895.**

— — und **Walter H. E.,** Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. A. f. Entwm. III. 38—51. **1895.**

Féré M. Ch., Note sur l'influence des Enduits partiels sur l'incubation de l'oeuf de Poule. Comptes rendus Société de Biologie. (Paris.) **1894[1].**

— — Expériences sur la Puissance Tératogène on Dégénérative des Alcools dits supérieurs. Bulletins et Mém. de la Société médicale des Hôpitaux de Paris. 23. Februar **1894[2].**

— — Note sur l'action tératogène de l'alcool méthylique. Comptes rendus Société de Biologie. (Paris.) 10. März **1894[3].**

— — Etudes expérimentales sur l'influence tératogène on dégénerative des alcools et des essences sur l'embryon du poulet. Journal Anatomie et Physiologie. 161. **1895.**

— — Recherches sur la puissance tératogène et sur la puissance toxique de l'Acétone. Archives de Physiologie. Nr. 1. 238—247. **1896.**

Fiedler Karl, Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. Festschrift Nägeli-Kölliker. 191—196. **1891.**

Fischel Alfred, Experimentelle Untersuchungen am Ktenophorenei. I. Entwicklung isolierter Eiteile. A. f. Entwm. VI. 109—130. **1897.**

— — II. Von der künstlichen Erzeugung von Doppelbildungen.

— — III. Über Regulationen der Entwicklung.

— — IV. Entwicklungsgang und Organisationsstufe des Ktenophoreneies. Ebenda. VII. 557—630. **1898.**

— — Entwicklung und Organdifferenzierung. Ebenda. XV. 679—750. [L. !]. **1903.**

— — Zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. I. Zur Mechanik der Zellteilung. II. Versuche mit vitaler Färbung. Ebenda. XXII. 526—541. **1906.**

Fischer Martin H., How long does (Arbacia) Sperm live in Sea water? American Journal of Physiology. VIII. Nr. V. 430—434. 2. Februar. **1903.**

Führer Hermann, Über die Einwirkung verschiedener Alkohole auf die Entwicklung der Seeigel. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie. LI. 1—10. **1903.**

— — Pharmakologische Studien an Seeigeleiern. Der Wirkungsgrad der Alkohole. Ebenda. LII. 69—82. [L.!]. **1904.**

Garbowski Tadäus, Über Blastomerentransplantation bei Seeigeln. Bulletin de l'Académie Sciences Cracovie. (M. nt. Cl.) 169—183. **1904[1].**

— — Über parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. Ebenda. 811—831. **1904[2].**

— — Über die Entwicklung von Seeigellarven ohne Entoderm. Ebenda. 581—598. **1905[1].**

— — Über die Polarität des Seeigeleies. Ebenda. 599—634. **1905[2].**

Gerlach L., Die Entstehungsweise der Doppelmißbildungen bei den höheren Wirbeltieren. **1882.**

Giacomini Carlo, Influenza dell'aria rarefatta sullo sviluppo dell'ova di pollo. Giornale della R. Accademia di Medic. di Torino. Nr. 11. **1894.**

Giard Alfred, Développement des Oeufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anomales (Solutions salines et Hybridation). Comptes rendus Société Biologie. Paris. LII. Nr. 17. 442—444. **1900.**

Gurwitsch Alexander, Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Versuche am Frosch- und Krötenei. A. f. Entwm. III. 219—260. **1896.**

Häckel Ernst, Siphonophoren. Naturkundige Verhandlungen. Prov. Utrechtsch Genootischap. van Kunsten en wetenschappen. L. **1869.**

Hadzi Jovan, Vorversuche zur Biologie von Hydra. A. f. Entwm. XXII. 38—47. **1906.**

Hargitt Chas W., The early development of Pennaria tiarella. A. f. Entiom. XVIII. 453—488. **1904.**

Harrison Ross Granville, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Archiv für mikroskopische Anatomie. LIII. 35—149. **1903[1].**

— — — On the differentiation of Muscular tissue when removed from the influence of the Nervous System. Proceedings Association Americ. Anatom. — Americ. Journal of An. II. **1903[2].**

— — — An Experimental Study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the Embryo of the Frog. Ebenda. III. 197—220. **1904[1].**

— — — Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung der peripheren Nerven der Wirbeltiere. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 11. Juli **1904[2].**

— — Further Experiments on the development of peripheral nerves. American Journal of Anatomy. V. Nr. 2. 121—131. **1906.**

Hartog Marcus, The Strain-figures of „Like“ Poles and Rhumblers „Gummiringmodell“ in relation to the Cytoplasmic Spindle. A. f. Entwm. XIX. 79—84. **1905.**

Heidenhain Martin, Zytomechanische Studien. A. f. Entwm. I. 473—577. **1895.**

Herbst Kurt, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Versuche an Seeigeleiern. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. LV. 445—518. **1892.**

— — Über die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern nebst einigen Bemerkungen über die Dotterhautbildung überhaupt. Biologisches Zentralblatt. XIII. 14—22. **1893.**

— — Experimentelle Untersuchungen usw. II. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. Mitteilungen der zoologischen Station Neapel. XI. 136. **1895.**

— — Experimentelle Untersuchungen usw. III.—VI. 455—516. **1896.**

— — Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. Die zur Entwicklung notwendigen anorganischen Stoffe. A. f. Entwm. V. 649—793. **1897.**

— — Über zwei Fehlerquellen beim Nachweis der Unentbehrlichkeit von Phosphor und Eisen für die Entwicklung der Seeigellarven. A. f. Entwm. VII. 486—510. **1898.**

— — Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen im kalkfreien Medium. A. f. Entwm. IX. 424—463. **1899.**

— — Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe usw. II. Die Vertretbarkeit der notwendigen Stoffe durch andere ähnlicher chemischer Natur. Ebenda XI. 617—689. **1901.**

— — III. Die Rolle der notwendigen anorganischen Stoffe Ebenda. XVII. 306—520. **1904[1].**

— — Über die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern. II. Durch Silberspuren. Mitteilungen der zoologischen Station Neapel XVI. 445—457. **1904[2].**

Herlitzka Amedeo, Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uova di Tritone (Triton cristatus). A. f. Entwm. II. 352—369. **1895.**

— — Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsfähigkeit der beiden ersten Blastomeren usw. Physiologisches Zentralblatt. X. Nr. 113. **1896.**

— — Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di nova di tritone. A. f. Entwm. IV. 624—658. **1897[1].**

— — Ricerche sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. A. f. Entwm. VI. 45—103. **1897[2].**

Hertwig Oskar, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphologisches Jahrbuch. IV. **1887.**

— — Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena. Zeitschrift. XXIV. 268—313. **1890.**

— — Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. I. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einflusse schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Archiv für mikroskopische Anatomie. XXXXVI. 285—344. **1895.**

— — Über den Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Froscheier. Sitzungsberichte der Akademie „Berlin“. VI. Physiologisch-mathematische Klasse. 105—108. (6. Februar.) **1896.**

Hertwig Oskar, Über einige am befruchteten Froschei durch Zentrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Ebenda. II. 14—18. 21. Jänner. **1897.**

— — Weitere Versuche über den Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Entwicklung tierischer Eier. Archiv für mikroskopische Anatomie. LXIII. 643—657. **1904.**

— — und **Hertwig R.**, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einflusse äußerer Agentien. Jena. Zeitschrift. XX. (n. F. XIII) I. 120—242. II. 477—510. **1887.**

Hertwig Richard, Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. Festschrift für Gegenbaur. II. 21—86. **1896.**

Hinterberger A. und **C. Reitmann**, Verschiedenes Wachstum des Bacillus pyocyaneus auf Nähragar je nach dessen Wassergehalt. Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. Berlin. XXXVII. 169. **1904.**

Jenkinson J. W., British Association, zoology. „Nature", p. 540. 29. September **1904.**

— — On the effect of certain solutions upon the development of the Frog's egg. A. f. Entwm. XXI. 367—460. **1906.**

Kammerer Paul, Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. A. f. Entwm. XVII. 165—264. **1904.**

— — Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea). A. f. Entwm. XXII. 48—140. **1906.**

Kastschenko N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anatomischer Anzeiger. III. **1888.**

Kathariner L., Über die bedingte Unabhängigkeit der Entwicklung des polar differenzierten Eies von der Schwerkraft. A. f. Entwm. XII. 597—609. **1901.**

— — Weitere Studien über die Selbstdifferenzierung des Froscheies. Ebenda. XIV. 290—299. **1902.**

— — Schwerkraftwirkung oder Selbstdifferenzierung. Ebenda. XVIII. 404—414. **1904.**

Keibel Fr., Bemerkungen zu Ronxs' Aufsatz: „Das Nichtnötigsein der Schwerkraft für die Entwicklung des Froscheies". Anatomischer Anzeiger. XXI. Nr. 20. **1902.**

King Helen Dean, Experimental Studies on the formation of the Embryo of Bufo lentiginosus. A. f. Entwm. XIII. 545—564. **1902.**

— — — The effects of Heat on the development of the Toads Egg. Biological Bulletin. V. Nr. 4. 218—232. **1903.**

— — — Experimental Studies on the Eye of the Frog Embryo. Arch. f. Entwm. XVII. 85—107. **1905.**

— — — The effects of compression on the Maturation and early development of the Eggs of Asterias Forbesii. A. f. Entwm. XXI. 99—110. **1906.**

Koch Heinrich, Über die künstliche Herstellung von Zwergbildungen im Hühnerei Inaugurationsabhandlung. Erlangen (Stuttgart, Enke). **1884.**

Kopsch Fr., Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. **1896.**

Kopsch Fr., Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllienembryonen. Ebenda. XII. **1898.**

— — Über die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnchenembryo. Leipzig, **1902.**

Kostanecki K., Zytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Archiv für mikroskopische Anatomie. LXIV. **1904.**

Kulagin Nic., Über die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Tieren. Zologischer Anzeiger. XXI. 653—667. **1898.**

Kupelwieser, Hans, Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Biologisches Zentralblatt. XXVI. Nr. 21. 744—748. **1906.**

Lefevre George, Artificial Parthenogenesis in Thalassema mellita. Science. 379. **1905.**

— — Further Observations on artificial Parthenogenesis. Ebenda. 512—424. **1906.**

Leredde und **Pautrier**, De l'influence des radiations de longueur d'onde différent sur le développement des Batraciens. Comptes rendus Biologie. LIII. 1159. **1901.**

Levy Oskar, Entwicklungsmechanische Studien am Embryo von Triton taeniatus. I. Orientierungsversuche. A. f. Entwm. XX. 335—379. **1906.**

Lewis Warren Harmon, Experimental Studies on the development ol the eye. I. American Journal of Anatomy. III. **1903.**

— — — II. On the Cornea. J. of Exp. Z. II. 431—443. **1905.**

Lillie Frank R., Differentiation without Cleavage in the Egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. A. f. Entwm. XIV. 477—499. **1902.**

— — — Observations and Experiments concerning the elementary Phenomena of Embryonic development in Chaetopterus. J. of Exp. Z. III. 153—268. **1906.**

Loeb Jacques, Investigations in physiological Morphology. III. Experiments on cleavage. Journal of Morphology. VII. 253. **1892.**

— — Über die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Archiv für gesamte Physiologie. LIV. 525. **1893.**

— — Über eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. Ebenda. LV. 525. **1894[1].**

— — Über die relative Empfindlichkeit von Fischembryonen gegen Sauerstoffmangel und Wasserentziehung in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ebenda. LV. 530. **1894[2].**

— — do. Biological lectures Woods Holl. **1893/94[3].**

— — Über die Grenzen der Teilbarkeit der Eisubstanz. Ebenda. LIX. 379. **1894[4].**

— — On the limits of Divisibility of Living matter. Biological lectures Woods Holl. III. **1894/05[1].**

— — Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehende Doppelbildungen. A. f. Entw. I. 453—472. **1895[2].**

— — Über Kernteilung ohne Zellteilung. Ebenda. II. 298. **1895[3].**

— — Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Archiv für gesamte Physiologie. LXII. 249. **1895[4].**

— — Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Vorgänge der Larvenentwicklung? A. f. Entwm. IV. 502—505. **1896.**

Loeb Jacques, Über den Einfluß von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachstum. A. f. Entwm. VII. 631—641. **1898.**

— — Über die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Ebenda. VII. 363—372. **1899[1].**

— — Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Ebenda. VIII. 689—693. **1899[2].**

— — On the nature of the Process of Fertilization and the artificial Production of Normal Larvae (Plutei) from the unfertilized Eggs of the Sea-Urchin. American Journal of Physiology III. 135—138. **1899[3].**

— — On the artificial Production of normal larvae from the unfertilized Eggs of the Sea-Urchin (Arbacia). Ebenda. III. 434—471. **1900[1].**

— — On artificial Parthenogenesis in Sea-Urchins. Science. XI. 612. **1900[2].**

— — Further experiments on artificial Parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. American Journal of Physiolcgy. IV. 178—184. **1900[3].**

— — Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids (Chaetopterus) and the nature of the process of fertilization. Ebenda. IV. 423—459. **1901[1].**

— — Über den Einfluß der Wertigkeit und möglicherweise der elektrischen Ladung von Jonen auf ihre antitoxische Wirkung. Archiv für gesamte Physiologie. LXXXVIII. 68—78. **1901[2].**

— — Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesii) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Ebenda. XCIII. 59—76. **1902[1].**

— — Studies on the Physiological effects of the valenciy und possibly the electrical charges of Jons. The Toxic and Antitoxic effects of ions as a function of their valency and possibly their electrical charge. American Journal of Physiology. VI. Nr. 6. **1902[2].**

— — Über Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. A. f. Entwm. XIII. 481—486. **1902[3].**

— — On Fertilization, Artificial Parthenogenesis and Cytolisis of the Sea-Urchin Egg. University of California Publications: Physiology. II. Nr. 8. 73—81. **1905[1].**

— — On an improved method of artificial Parthenogenesis. Ebenda. II. Nr. 9. 83—86. **1905[2].**

— — On an improved method etc. Second communication. Ebenda. II. Nr. 10. 89—92. **1905[3].**

— — On an improved method etc. Third communication. Ebenda. II. Nr. 14. 113—123. **1905[4].**

— — Artificial Membrane-Formation and chemical Fertilization in a starfish (Asterina). Ebenda. II. Nr. 16. 147—158. **1905[5].**

— — On chemical methods by which the Eggs of a Mollusc (Lottia gigantea) can be caused to become mature. Ebenda. III. Nr. 1. 1—8. **1905[6].**

— — The Toxicity of atmospheric oxygen for the Eggs of the Sea-urchin (Strongylocentrotus purpuratus) after the Process of Membrane formation. Ebenda. III. Nr. 5. 33—37. **1906[1].**

— — On the necessity of the presence of free Oxygen in the hypertonic sea-water for the production of artificial Parthenogenesis. Ebenda. III. Nr. 6. 39—47. **1906[2].**

Loeb Jacques, On the counteraction of the toxic effect of hypertonic solutions upon the fertilized and unfertilized egg of the sea urchin by lack of oxygen. Ebenda. III. Nr. 7. 49—56. **1906[3].**

— — und **Gies W. J.,** Weitere Untersuchungen über die entgiftenden Jonenwirkungen und die Rolle der Wertigkeit der Kationen bei diesen Vorgängen. Archiv für gesamte Physiologie. XCIII. 246—268. **1902.**

— — **Fischer, M. a. Neilson H.,** Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Archiv für gesamte Physiologie. LVII. 1—3. **1901.**

— — **u. Lewis, Warren H.,** On the prolongation of the life of the unfertilized segg of Sea-Urchius by Potassium Cyanide. American Journal of Physiology. VI. Nr. 5. 605—317. **1902.**

Maas Otto, Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. Heft I. **1901.**

— — Über die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme. Ebenda. Heft I. **1904[1].**

— — Über den Aufbau des Kalkskelettes bei Spongien in normalem und in $CaCo_3$-freiem Seewasser. Verhandlungen. Deutsche Zoologische Gesellschaft. 190—199. **1904[2].**

— — Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. LXXXII. 601—610. **1905.**

— — Über die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben. A. f. Entwm. XXII. 581—599. **1906.**

Maggiorini Karl, Über den Einfluß des Magnetismus auf das befruchtete Ei. Allgemeine Wiener Medizinische Zeitung. Nr. 36 u. ff. (1—11). **1879.**

Marcus Harry, Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. A. f. Entwm. XXII. 445—460. **1906.**

Matthews A. P., Some ways of causing milotic division in unfertilized Arbacia Eggs. American Journal of Physiology. IV. 7. **1900.**

Megušar Franz, Einfluß abnormaler Gravitationswirkung auf die Embryonalentwicklung bei Hydrophlius aterrimus Eschscholtz. A. f. Entwm. XXII. 141—148. **1906.**

Mitrophanow Paul, Teratogenetische Studien II. Experimentalbeobachtungen über die erste Anlage der Primitivrinne der Vögel. A. f. Entwm. II. 104—108. **1898.**

— — III. Einfluß veränderter Respirationsbedingungen auf die erste Entwicklung des Hühnerembryos. Ebenda. X. 1—51. **1900.**

Morgan Thomas Hunt, Experimental Studies on Teleost Eggs. Anatomischer Anzeiger. VIII. 892—914. **1893.**

— — — Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Ebenda. IX. 141—152. **1894[1].**

— — — The Formation of the Embryo of the Frog. Anatomischer Anzeiger. IX. **1894[2].**

— — — The Formation of one Embryo from two blastulae. A. f. Entwm. II. 65—71. **1895[1].**

— — — A Study of a Variation in Cleavage. Ebenda. II. 72—80. **1895[2].**

— — — Studies of the „partial“ Larvae of Sphaerechinus. Ebenda. II. 81—126. **1895[3].**

Morgan Thomas Hunt, Experimental Studies of the Blastula and Gastrula stages of Echinus. Ebenda. II. 257—267. **1895[4].**

— — — The Fertilization of non nucleated fragments of Echinoderm Eggs. Ebenda. II. 268—280. **1895[5].**

— — — Half-Embryos and whole Embryos from one of the first two Blastomeres of the Froggs Egg. Anatomischer Anzeiger. X. 523. **1895[6].**

— — — The formation of the Fish embryo. Journal of Morphology. X. 419. **1895[7].**

— — — The number of cells in Larvae from isolated Blastomeres of Amphioxus. A. f. Entwm. III. 269—294. **1896[1].**

— — — The Production of Artificial Astrosphaeres. Ebenda. III. 339—361. **1896[2].**

— — — The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized Eggs of Arbacia and of other animals. Ebenda. VIII. 448—539. **1899.**

— — — Further Studies on the action of salt-solutions and of other agents on the Eggs of Arbacia. Ebenda. X. 489—524. **1900[1].**

— — — The effect of strychnine on the unfertilized eggs of sea-urchin. Science. XI. 178—180. **1902[2].**

— — — The proportionate development of partial Embryos. A. f. Entwm. XIII. 415—435. **1901.**

— — — The relation between normal and abnormal development of the Embryo of the Frog as determined by injury to the yolk-portion of the Egg. I., II. A. f. Entwm. XV. 238—313. **1902.**

— — — The Effect of Lithium chloride on the development of the Froggs Egg. Science. N. S. XVII. Nr. 430. 493—494. **1903[1].**

— — — The Gastrulation of the partial Embryos of Sphaerechinus. A. f. Entwm. XVI. 117—124. **1903[2].**

— — — The relation of the first plane of cleavage and the grey crescent to the median plane of the Embryo of the Frog. Ebenda. XVI. 680—690. **1903[3].**

— — — The relation between normal and abnormal development of the Embryo of the Frog as determined by the Effect of Lithium chloride in solution. Ebenda. XVI. 691—712. **1903[4].**

— — — The dispensibility of the constant action of gravity and of a centrifugal force in the development of the Toads Egg. Anatomischer Anzeiger. XXV. 94—96. **1904[1].**

— — — The relation between normal and abnormal development of the Embryo of the Frog (III) as determined ay some abnormal forms of development. A. f. Entwm. XVIII. 507—534. **1904[2].**

— — — (V.) as determined by the removal of the upper blastomeres of the Frogs Egg. Ebenda. XIX. 58—78. **1905[1].**

— — — (VI.) as determined by incomplete injury to one of the first two blastomeres. Ebenda. XIX. 318—347. **1905[2].**

— — — (VII). as determined by injury to the top of the Egg in the two-and four-cell Stages. Ebenda. XIX. 566—570. **1905[3].**

— — — (VIII.) as determined by injuries caused by a low temperature. Ebenda. XIX. 570—580. **1905[4].**

— — — (IX.) as determined by insufficient aëration. Ebenda. XIX. 581—587. **1905[5].**

Morgan Thomas Hunt, Experiments with Frogs Eggs. Biological Bulletin. XI. Nr. 2. 91—92. **1906[1].**

— — — The influence of a strong centrifugal Force on the Frogs Egg. A. f. Entwm. XXII. 553—563. **1906[2].**

— — — and **Torelle, Ellen,** The relation etc. (IV.) as determined by Rouxs Experiment of injuring the first formed blastomeres of the Frogs Egg. Ebenda. XVIII. 535—554. **1904.**

Moszkowski M., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Archiv für mikroskopische Anatomie. LX. **1902[1].**

— — Zur Analysis der Schwerkraftswirkung auf die Entwicklung des Froscheies. Ebenda. LXI. **1902[2].**

Norman W. W., Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasm. A. f. Entwm. III. 106—126. **1896.**

Patten W., Artificial Modifications of the Segmentation and Blastoderm of Limulus polyphemus. Zoologischer Anzeiger. **1894.**

— — Variations in the Development of Limulus polyphemus. Journal of Morphology. XII. 17. **1897.**

Peebles Florence, Some experiments on the primitive Streak of the chick. A. f. Entwm. VII. 405—429. **1898.**

— — A preliminary note on the position of the primitiva streak and its relation to the Embryo of the Chick. Biological Bulletin. IV. Nr. 4. **1903.**

— — The location of the chick Embryo upon the Blastoderm. J. of Exp. Z. I. 369—383. [L.!] **1904.**

Peter Karl, Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. A. f. Entwm. XX. 130—154. **1905.**

Pflüger E., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Froscheier. Archiv für gesamte Physiologie. XXXI. und XXXII. **1883.**

— — Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ebenda. XXXIV. **1884.**

Piéri J. B., Un nouveau ferment soluble: l'ovulase. Archives de zoologie expérimentale (3) VII. [Notes et revue 29.] **1899.**

Pouchet G. et Chabry, Sur le développement des larves d'Oursin dans l'eau de mer privée de chaux. Comptes rendus de la Société de Biologie Paris. (9) I. 17—20. **1889[1].**

— — De la production des larves monstreuses d'oursin par privation de chaux. Comptes rendus Académie Sciences. Paris. CVIII. I. 196—198. **1889[2].**

—— L'eau de mer artificielle comme moyen tératogénique. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Nr. 3. 298. **1889[3].**

Przibram Hans, Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin (Sphodromantis bioculata Burm). A. f. Entwm. XXII. 149—206. **1906.**

Rauber A., Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbeltieren. Morphologisches Jahrbuch V. 661 und VI. 1, 129. **1879 und 1880.**

Rawitz Bernhard, Über den Einfluß verdünnten Seewassers auf die Furchungsfähigkeit der Seeigeleier. Archiv für Anatomie. Physiologische Abteilung. 177—180. **1896.**

— — Versuche über Ephebogenesis. A. f. Entwm. XI. 207—221. **1901[1].**

Rawitz Bernhard, Neue Versuche über Ephebogenesis. Ebenda. XII. 454—470. **1901**[2].

Rhumbler Ludwig, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. I. Die Zytokinese. A. f. Entwm. III. 527—623. **1896.** II. IX. 32—62. III. IX. 63—102. **1899.**

— — Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und dessen Mechanik. Ebenda. VII. 187—238. **1999.**

— — Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges insbesondere der Invagination. Ebenda. XIV. 401—476. **1902.**

— — Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Ebenda. XVI. 476—535. [L!] **1903.**

Rossi Umberto, Sull' azione dell' elettricità nello sviluppo degli Anfibi. A. f. Entwm. IV. 273—297. **1896.**

Roux Wilhelm, Über den „Zytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). A. f. Entwm. I. 43—68. **1894.**

— — Gesammelte Abhandlungen zur Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, Engelmann. II. (Entwicklungsmechanik des Embryo). **1895**[1].

— — Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. A. f. Entwm. I. 596—618. **1895**[2].

— — Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen der Froscheier. A. f. Entwm. III. 381. **1896.**

— — Über die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei. Anatomischer Anzeiger. XXIII. 66—183. **1903.**

— — Über die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. A. f. Entwm. IV. 1—74. **1896.**

Rückert J., Diskussion über den Vortrag des Herrn His: Über Längsverwachsung des Embryo. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. 84. **1891.**

Ryder John A., The growth of Euglena viridis when constrained principally to Two Dimensions of Space. Contributions from the Zoological Laboratory of the University of Pennsylvania. (Philadelphia, University Press.) 37—50. **1893.**

Sala L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies bei Ascaris megalocephala. Archiv für mikroskopische Anatomie. XLIV. 422. **1895.**

Samassa Paul, Über die äußeren Entwicklungsbedingungen der Eier von Rana temporaria. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. **1896.**

Schaper Alfred, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Haben künstlich angelegte Defekte des Zentralnervensystems Einfluß auf die Entwicklung? VI. 151—197. **1897.**

Schnetzler M. J.-B., De l'influence de la lumière sur le développement des larves de Grenouilles. Archives des Sciences de la Bibliothèque universelle. Genf (Ramboz). (1—14.) [L.!] November **1874.**

Schrohe Adam, Untersuchungen über den Einfluß mechanischer Verletzungen auf die Entwicklung des Embryo im Hühnerei. Inauguraldissertation Gießen (Keller). (1—31.) **1862.**

Schultze Oskar, Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. A. f. Entwm. I. 269—305. **1894.**

— — Über den Einfluß des Luftmangels auf die erste Entwicklung des Eies. Verhandlungen der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft Würzburg. N. F. XXXII. Nr. 5. (1—12.) **1899.**

Scott John W., Morphology of the Parthenogenetic development of Amphitrite. Journal of Experimental Zoölogy. III. 49—98. **1906.**

Spemann Hans, Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen, Sitzungsberichte der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft Würzburg. **1900.**

— — Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. A. f. Entwm. XII. 224—264. **1901.**

— — II. Ebenda. XV. 445—534. — III. Ebenda. XVI. 551—631. **1903.**

— — Extrait des Comptes rendus 6me. congrès internationale Zoologie. Berne. 233—234. **1904.**

— — Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zoologischer Anzeiger. XXVIII. Nr. 11. 419—432. **1905.**

— — Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft. 195—202. **1906[1].**

— — Über embryonale Transplantation. (Vortrag. Stuttgarter Naturforscherversammlung.) Naturwissenschaftliche Rundschau. XXI. Nr. 41 und 42. **1906[2].**

Steinitz Ernst, Über den Einfluß der Elimination der embryonalen Augenblasen auf die Entwicklung des Gesamtorganismus beim Frosche. A. f. Entwm. XX. 537—578. **1906.**

Stevens N. M., Experimental Studies on Eggs of Echinus-microtuberculatus. A. f. Entwm. XV. 421. **1902.**

Stockard Charles R., The development of Fundulus heteroclitus in solutions of Lithium chlorid, with Appendix on its development in fresh water. J. of Exp. Z. III. 99—120. **1906.**

Streeter George L., Some experiments on the developing Ear Vesicle of the Tadpole with relation to Equilibration. J. of Exp. Z. III. 543—558. **1906.**

Sumner Francis B., A study of early Fish development. Experimental a. Morphological. A. f. Entwm. XVII. 92—149. **1904.**

Teichmann Ernst, Über die Beziehung zwischen Astrosphaeren und Furchen. Experimentelle Untersuchungen am Seeigelei. A. f. Entwm. XVI. 243—327. **1903.**

Tennent D. H. and Hogue M. J., Studies on the development of the starfish Egg. J. of Exp. Z. III. 518—541. **1906.**

Tichomiroff, Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische Abteilung. Supplement. p. 35—36. **1886.**

Todd Anne Hampton, Results of injuries to the Blastopore Region of the Frogs Embryo. A. f. Anatomie. XVIII. 489—506. **1904.**

Tonkoff W., Über den Einfluß von Kochsalzlösungen auf die erste Entwicklung des Tritoneies. Archiv für mikroskopische Anatomie. LXII. 129. **1903.**

Treadwell Aaron L., Notes on the nature of „artificial Parthenogenesis" in the Eggs of Podarke obscura. Biological Bulletin. III. Nr. 5. **1902.**

Tur Jan, Sur les malformations embryonnaires obtenus par l'action du Radium sur les oeufs de la Poule. Comptes rendus Société Biologie. (Paris.) LVII. 236—238. **1904.**

Tur Jan, Etudes sur la corrélation Embryonnaire. Bulletin de la Société Philomathique. (1—31.) **1905.**

— — Sur l'influence des rayons du radium sur le développement de la Roussette (Scyllium canicula). Archives de Zoologie expérimentale. V. Notes et Revue. Nr. 2. 29—48. **1906.**

Urech Friedrich, Experimentelle Ergebnisse der Schnürung von noch weichen Puppen der Vanessa urticae quer über die Flügelchen. Zoologischer Anzeiger. Nr. 547. 487—501. **1897.**

Vernon H. M., The effect of Environment on the development of Echinoderm Larvae. An Experimental Inquiry into the causes of variation. Philosophical Transactions Royal Society (London). CLXXXVI. B. 577—632. **1895.**

— — — The effect of staleness of the Sexual cells on the development of Echinoïds. Proceedings Royal Society (Lodon). LXV. 350—360. (27. VI. 1899.) **1900.**

Wassilieff, vgl. R. Hertwig in O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. I. 1. 1. 489. **1906.**

Watasé, Studies on Cephalopods. Cleavage of the Ovum. Journal of Morphology. XIV. 3. **1891.**

Wetzel G., Über die Bedeutung der zirkulären Furche in der Entwicklung der Schultzeschen Doppelbildungen von Rana fusca. Archiv für mikroskopische Anatomie. XLVI. **1895.**

— — Zentrifugierversuche an unbefruchteten Eiern von Rana fusca. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte LXIII. 636—642. **1904.**

Whitman und Eyclesheimer, The Egg of Amia and its cleavage. Journal of Morphology. XII. 309—382. **1897.**

Whitney David D., Effects of Mechanical Shocks upon Develelopment. J. of Exp. Z. I. 41—47. [L.!]. **1906.**

Wilson Chas. B., Experiments on the early development of the Amphibian Embryo under the influence of Ringer and salt solutions. A. f. Entwm. V. 615—646. **1897.**

Wilson Edmund B., Amphioxus and the morsaic theory of development. Journal of Morphology. VIII. 579—638. **1893.**

— — — Appendix: On cleavage and Mosaic-work. A. f. Entwm. III. 19—26. **1896.**

— — — Experimental Studies in Cytology. I. A. cytological Study of artificial Parthenogenesis in Sea-urchin Eggs. A. f. Entwm. XII. 529—596. **1901[1].**

— — — II. Some Phenomena of Fertilization and cell-division in etherized Eggs. **1901[2].**

— — — III. The effect on Cleavage of artificial obliteration of the first cleavage furrow. Ebenda. XIII. 353—395. **1901[3].**

— — — A study of the phenomena of Fertilization and Cleavage in etherized Eggs. Biological Bulletin. Nr. 6. 343—346. **1901[4].**

— — — The morphological phenomena involved in the Chemical Production of Parthenogenesis in Sea-Urchins Ebenda. Nr. 6. 347—350. **1901[5].**

— — — Experiments on Cleavage and Localization in the Nemertine Egg. A. f. Entwm. XVI. 411—460. **1903[1].**

Wilson Edmund B., Notes on Merogony and Regeneration in Renilla. Biological Bulletin IV. 215—226. 1903[2].

— — — Mosaic development in the Annelid Egg. Science. n. S. XX. Nr. 518. 748—750. 1904[1].

— — — Experimental Studies on germinal localization. I. The germ-regions in the Eggs of Dentalium J. of Exp. Z. I. 1—72. 1904[2].

— — — II. Experiments on the cleavage Mosaic in Patella and Dentalium. Ebenda. I. 197—268. 1904[3].

— — — and **Matthews**, The chemical fertilization of the Sea-Urchin Egg. Science. N. S. XIII. Nr. 315. 71—72. 1901.

Winkler Hans, Über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachrichten der Gesellschaft der Wissenschaften Göttingen. Mathematisch-phys. Klasse. Heft 2. 19. Mai 1900. (1—7.) 1900.

— — Über Merogonie und Befruchtung. Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik. XXXVI. 4. 4. p. 753. 1901.

Yatsu Naohide, Experiments on the development of Egg fragments in Cerebratulus. Biological Bulletin. VI. 123. 1904.

— — The formation of Centrosomes in enucleated Egg-fragments. J. of Exp. Z. II. 287—312. 1905.

Yung Emile, Contributions a l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. Archives de Zoologie expérimentale et générale, Paris. VII. 251—282. [L.!] 1878.

Zeleny Charles, Experiments on the Localization of Developmental factors in the Nemertine Egg. J. Exp. Z. I. 293—330. 1904.

Ziegler H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. II. Furchung ohne Chromosomen A. f. Entwm. VI. 249 bis 293. 1897.

— — — III. Furchungszellen von Beroë ovata. Ebenda. VII. 34—64. 1898.

Ziegler Kurt, Zur Postgenerationsfrage. Anatomische Hefte. LXVI. 1902.

Zoja R., Sviluppo dei blastomeri isolati . . nelle uova di echini. Rendiconti Istituto Lombardo. Ser. II. XXVII. fascicul. XX. 1894.

— — Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse. A. f. Entwm. I. 573—595. II. 1—37. 1895.

Zur Straßen Otto L., Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. A. f. Entwm. III. 27—105. 1896.

— — Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. A. f. Entwm. VII. 642—676. 1898.

— — — — Über die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. A. f. Entwm. XII. 134—161. 1901.

— — — — Über die Mechanik der Epithelbildung. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft. 91—112. 1903[1].

— — — — Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala. Zoologica. (Herausgegeben von Chun.) Heft 40[I]. 1—37. 1903[2].

— — — — Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Spezies. Ebenda Heft 40[II]. 39—342. 1906.

Register.

(Die Namen der Autoren wurden nicht aufgenommen, da das Literaturverzeichnis III eine raschere Orientierung bezüglich einer gesuchten Literaturangabe ermöglicht; desgleichen wurden die im Inhaltsverzeichnis namhaft gemachten Erscheinungen, größere Tiergruppen und äußere Faktoren hier nicht berücksichtigt.)



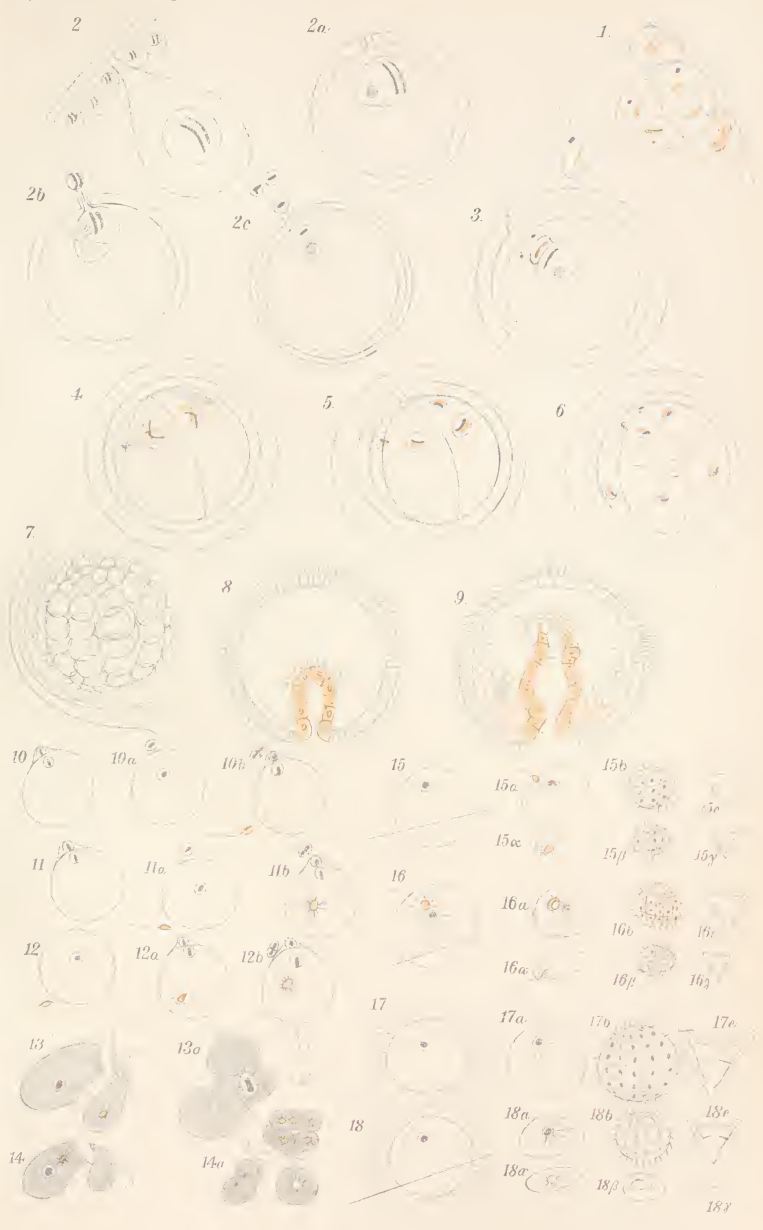
TAFEL I.

Befruchtung.

Fig. 1. Schema der Spermatogenese (Reduktion).
Fig. 2. Schema der Ovogenese, Wachstum der Ovozyte. (Nach Boveri.)
Fig. 2 *a*. Schema der Ovogenese. Abgeschnürtes Ei. (Nach Boveri.)
Fig. 2 *b*. Schema der Ovogenese. Abgeschnürtes Ei, erste Reifeteilung. (Nach Boveri.)
Fig. 2 *c*. Schema der Ovogenese. Abgeschnürtes Ei, zweite Reifeteilung. (Nach Boveri.)
Fig. 3. Besamung, Vereinigung der Kernmassen des ♂ und ♀.
Fig. 4. Zerlegung des Eies in 2 Blastomeren. (Zweizellenstadium.)
Fig. 5. Zerlegung des Eies in 4 Blastomeren. (Vierzellenstadium.)
Fig. 6. Zerlegung des Eies in 8 Blastomeren. (Achtzellenstadium.)
Fig. 7. Blastula aus der Eihülle frei werdend. (Seeigel.)
Fig. 8. Gastrula (gelb Entoderm, im Innern primäres Mesenchym).
Fig. 9. Weitere Differenzierung der Larve (des Seeigels).
Fig. 10—12. Schema des verschiedenen zeitlichen Verlaufes der Reifeteilungen des Eies und der Besamung bei
Fig. 10 *a*, *b*, Seeigel: Besamung n a c h den beiden Reifeteilungen.
Fig. 11 *a*, *b*. Frosch: Besamung z w i s c h e n den beiden Reifeteilungen
Fig. 12 *a*, *b*. Schnecke: Besamung v o r den beiden Reifeteilungen.
Fig. 13. Zerschnürung eines Seeigeleies während der Besamung, so daß der Eikern in ein Teilstück, der Spermakern in ein anderes gelangt. (Nach Ziegler.)
Fig. 13 *a*. Der bloß eikernhaltige Teil bringt es nicht zur Ausführung der Furchungen, wohl aber der spermakernhaltige.
Fig. 14. Zerschnürung eines Seeigeleies während der Besamung, so daß Ei- und Spermakern in ein Teilstück gelangen.
Fig. 14 *a*. Bloß das ei- und spermakernhaltige Stück bringt es zur Furchung (obzwar im kernlosen Strahlungen auftreten).
Fig. 15. Schema der Entwicklung von Seeigellarven (Plutei) aus einem vor der Besamung zerschnittenen Ei.
Fig. 15 *a*—*c*. Aus dem eikernhaltigen Stücke, nach Besamung.
Fig. 15 *α*—*γ*. Aus dem eikernlosen Stücke, nach Besamung.
Fig. 16. Analoges Schema für nach der Besamung geschnittenes Ei.
Fig. 17 *a*—*c*. Schema der Entwicklung eines künstlich befruchteten Seeigeleies.
Fig. 18. Schema der Entwicklung eines zerschnittenen befruchteten Seeigeleies.
Fig. 18 *a*—*c*. Weiterentwicklung des eikernhaltigen Teiles.
Fig. 18 *α*—*γ*. Untergang des ei-(und spermakern-)losen Teiles.

—





H. Przibram

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.

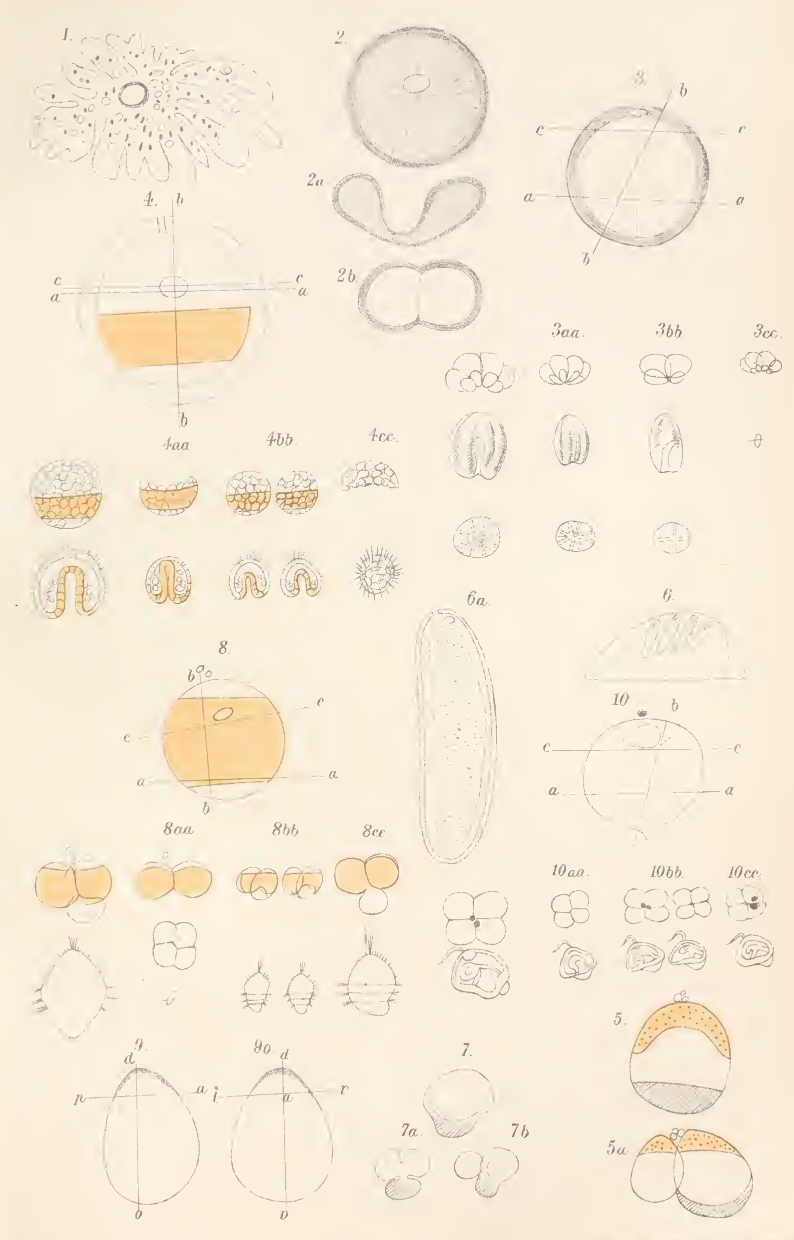


TAFEL II.

Eibau der Wirbellosen (ohne Chorda).

Fig. 1. Ei von Hydra viridis (Süßwasserpolyp) nach Waldeyer.
Fig. 2. Ei von Aegineta flavescens (Meduse) nach Maas.
Fig. 2. *a* Einschnürung und 2 *b* Zweizellenstadium nach Maas.
Fig. 3. Ei von Beroë ovata (Rippenqualle) nach Ziegler u. a.
Fig. 3 *a*, *b*, *c*. Schicksal nach Durchschneidung *aa*, *bb*, *cc*.
Fig. 4. Ei von Strongylocentrotus lividus (Seeigel) nach Boveri.
Fig. 4 *a*, *b*, *c*. Schicksal nach Durchschneidung *aa*, *bb*, *cc*.
Fig. 5. Ei von Myzostoma nach Driesch.
Fig. 5 *a*. Zweizellenstadium desselben.
Fig. 6. Eier von Mantis religiosa (Gottesanbeterin) im Kokon. (Durchschnitt.)
Fig. 6 *a*. Einzelnes Ei eines Insektes nach Korschelt.
Fig. 7. Ei von Ilyanassa obsoleta (Schnecke) nach Crampton.
Fig. 7 *a*. Einschnürung und 7 *b* Zweizellenstadium nach Crampton.
Fig. 8. Ei von Dentalium entale (Röhrenschnecke) nach Wilson.
Fig. 8 *a*, *b*, *c*. Schicksal nach Durchschneidung *aa*, *bb*, *cc*.
Fig. 9. Ei von Loligo (Kalmar) nach Watasé.
Von der Seite und von oben (*o*).
Fig. 10. Ei von Cerebratulus lacteus (Nemertine) nach Wilson.
Fig. 10 *a*, *b*, *c*. Schicksal nach Durchschneidung *aa*, *bb*, *cc*.





Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.

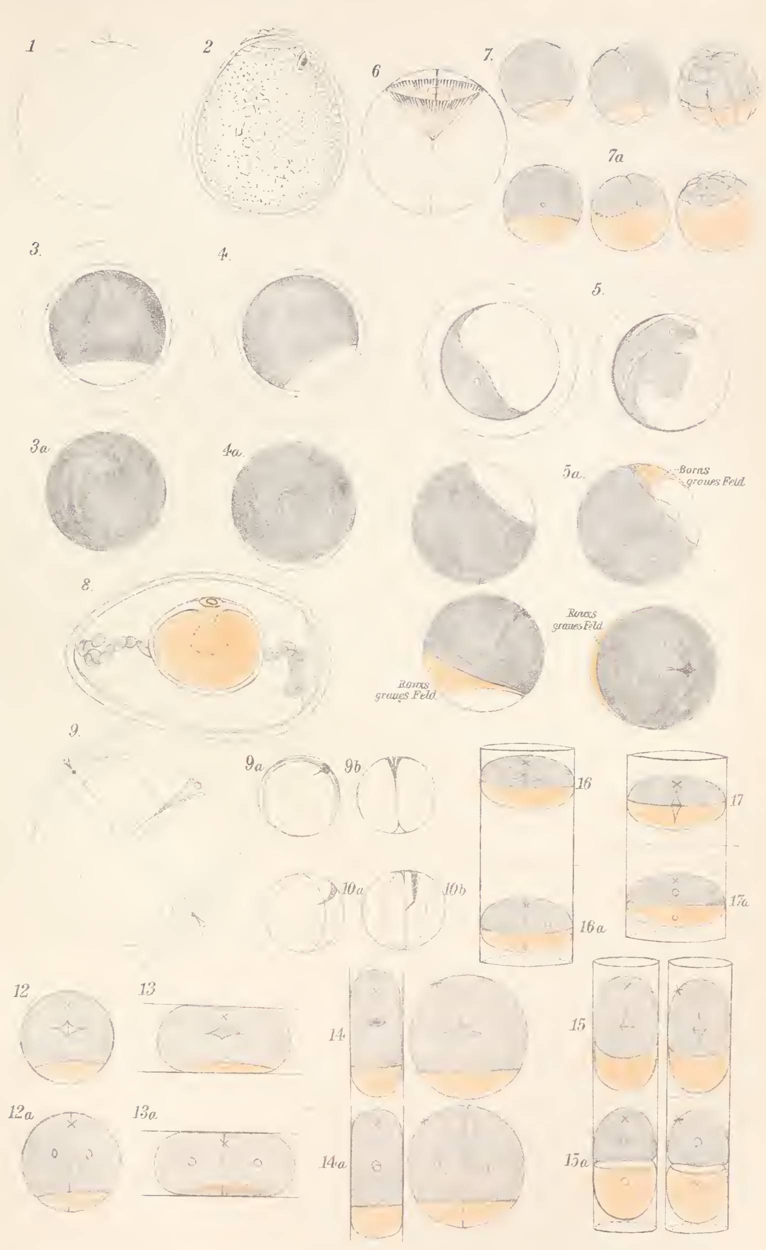


TAFEL III.

Eibau der Wirbeltiere (und übrigen Chordonier).

Fig. 1. Ei von Amphioxus lanceolatus (Lanzettfisch) nach Delâge-H.
Fig. 2. Ei von Petromyzon fluviatilis (Neunauge) nach Herfort.
Fig. 3. Ei von Rana fusca (Grasfrosch) nach Korschelt-Heider.
Fig. 3 *a*. Dasselbe von oben gesehen (ohne Hülle).
Fig. 4. Ei von Rana esculenta (Wasserfrosch) nach Korschelt-Heider.
Fig. 4 *a*. Dasselbe von oben gesehen (ohne Hülle).
Fig. 5. Froschei in Zwangslage (Durchschnitt, zwei Stadien) nach Born.
Fig. 5. *a* Dieselben, Totalansichten von der Seite.
Fig. 6. Schema einer Rotationsstruktur eines Eies.
Fig. 7. Eifurchung von Rana temporaria (Grasfrosch) nach Ziegler.
Fig. 7 *a*. Furchung derselben bei Zentrifugieren nach Hertwig.
Fig. 8. Ei von Gallus domesticus (Huhn), geöffnet, nach Waldeyer.
Fig. 9. Ei von Rana fusca (Grasfrosch); schematische Darstellung der typischen (=) und atypischen (::::) Pigmentstraße.
Fig. 9 *a*. Resultat der ersten Furchung bei typischer Pigmentstraße.
Fig. 9 *b*. Dasselbe Ei, erste Furche nach vorne orientiert.
Fig. 10 *a*. Resultat der ersten Furchung bei atypischer Pigmentstraße.
Fig. 10 *b*. Dasselbe Ei, erste Furche nach vorne orientiert.
Fig. 11. Ei von Rana fusca (Grasfrosch), rekonstruiert aus Schnitten parallel zur ersten Furche, nach Roux.
Fig. 11 *b*. Dasselbe Ei, von oben gesehen, nach Roux.
Fig. 12. Ei von Rana fusca (das Kreuzchen bezeichnet hier und in den folgenden Figuren dieser Tafel die Eintrittsstelle des Spermatozoon, die rhombische Figur deutet die Stellung der ersten Kernteilungsspindel, der kleine Kreis den ruhenden Kern an). Normale, mit der Kernspindel der ersten Furche.
Fig. 12 *a*. Dasselbe nach Vollendung der ersten Furche.
Fig. 13. Zwischen horizontalen Glasplatten gepreßtes Ei, nach Born.
Fig. 13 *a*. Dasselbe nach Vollendung der ersten Furche.
Fig. 14. Zwischen vertikalen Glassplatten gepreßtes Ei, nach Born. (Ansicht auf die Kante und auf die Fläche der Glasplatten.)
Fig. 14 *a*. Dasselbe nach Vollendung der ersten Furche, nach Born.
Fig. 15. In schmale Glasröhrchen aspirierte Eier, nach Roux. (Ansicht auf den Sameneintrittsmeridian und um 90° gedreht.)
Fig. 15 *a*. Dieselben nach Vollendung der ersten Furche.
Fig. 16. In breite Glasröhrchen aspirierte Eier, nach Roux. 1. Mögliche Stellung der ersten Kernteilungsspindel.
Fig. 16 *a*. Das Resultat derselben nach Vollendung der ersten Furche.
Fig. 17. In breite Glasröhrchen aspirierte Eier, nach Roux. 2. Mögliche Stellung der ersten Kernteilungsspindel.
Fig. 17 *a*. Das Resultat derselben nach Vollendung der ersten Furche.





H. Przibram

Chrom. lith. u. Druck v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



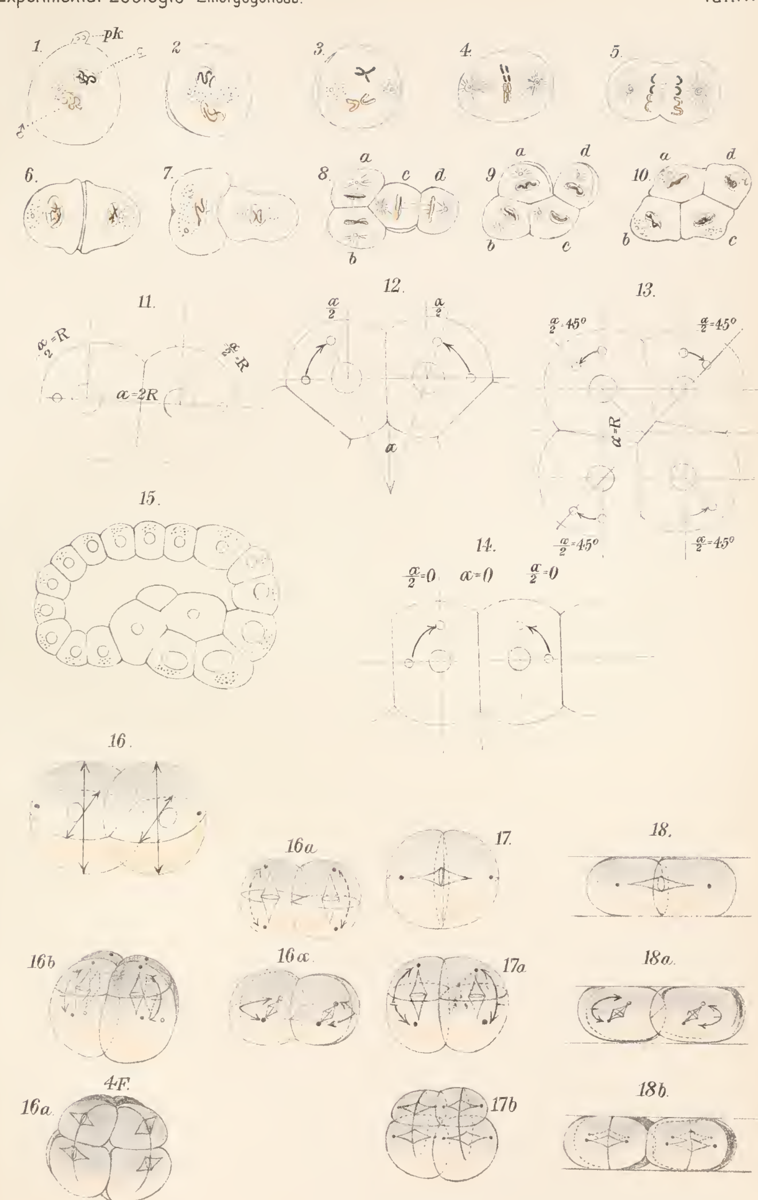
TAFEL IV.

Mitotische Zellteilung.

1. Kernwanderung.

Fig. 1. Ei von Ascaris megalocephala (Pferdespulwurm), nach Boveri. ♂ bedeutet Sperma-, ♀ Eikern, *p K* Polkörperchen.
Fig. 2. Dasselbe, Vorbereitung zur ersten Kernteilungsspindel, nach Boveri.
Fig. 3. Dasselbe, Bildung der ersten Kernteilungsspindel, nach Boveri.
Fig. 4. Dasselbe, Spaltung der ersten Kernteilungsspindel, nach Boveri.
Fig. 5. Dasselbe, Einschneiden der ersten Furche, nach Boveri.
Fig. 6. Dasselbe, Zweizellenstadium, nach Zur Straßen.
Fig. 7. Dasselbe, Vorbereitung zum Vierzellenstadium, nach Zur Straßen.
Fig. 8. Dasselbe, Vierzellenstadium, T-Form, nach Zur Straßen.
Fig. 9. Dasselbe, Vierzellenstadium, Verschiebung zur Rhombenform, nach Zur Straßen.
Fig. 10. Dasselbe, Vierzellenstadium, Rhombenform, nach Zur Straßen.
Fig. 11. Schema des Zweizellenstadiums, nach Zur Straßen.
Fig. 12. Schema der Centrosomenwanderung bei Teilung einer im gekrümmten Epithelverband befindlichen Zelle, nach Zur Straßen.
Fig. 13. Schema der Centrosomenwanderung bei Übergang des Zweizellen- in ein Vierzellenstadium, nach Zur Straßen.
Fig. 14. Schema der Centrosomenwanderung bei Teilung einer im oberen Epithelverband befindlichen Zelle, nach Zur Straßen.
Fig. 15. Embryo im Medianschnitt, nach Zur Straßen.
Fig. 16. Schematische Darstellung der Polaritätsverhältnisse bei Eiern mit „Rotationsstruktur", erste Furche.
Fig. 16 *a*. Ei mit Rotationsstruktur, zweite Furche, erste Möglichkeit. (Vgl. Taf. XV, Fig. 2 *a* und 8 *a*).
Fig. 16 *a*. Dasselbe, zweite Furche, zweite Möglichkeit. (Vgl. Taf. XV, Fig. 2 *a* und 8 *a*).
Fig. 16 *b*. Dasselbe, dritte Furche.
Fig. 16 *c*. Dasselbe, vierte Furche.
Fig. 17. Dasselbe, zwischen vertikalen Platten gepreßtes Ei, erste Furche.
Fig. 17 *a*. Dasselbe, zwischen vertikalen Platten gepreßtes Ei, zweite Furche.
Fig. 17 *b*. Dasselbe, zwischen vertikalen Platten gepreßtes Ei, dritte Furche.
Fig. 18. Dasselbe, zwischen horizontalen Platten gepreßtes Ei, erste Furche.
Fig. 18 *a*. Dasselbe, zwischen horizontalen Platten gepreßtes Ei, zweite Furche.
Fig. 18 *b*. Dasselbe, zwischen horizontalen Platten gepreßtes Ei, dritte Furche.





H Przibram

Chromolith. u Druck v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL V.

Mitotische Zellteilung.

2. Plasmastrahlung.

Fig. 1. Modell der Zellteilung, nach Heidenhain.
Reif mit Gummibändern, die längs der Peripherie an Stiften befestigt sind und am anderen Ende je von einer Peripheriehälfte aus gegen zwei kleine, aneinandergebundene Reifen konvergieren, die 1 *a* nach Durchtrennung ihres Verbindungsfadens durch die Gummifäden auseinander gezogen werden.

Fig. 2. Ähnliches Modell, jedoch mit Scharnieren, die nach Durchtrennung des Verbindungsfadens 2 *a* eine Hantelform herstellen.

Fig. 3. Schema von Kraftlinien zwischen zwei gleichen und einem ungleichen Pole.

Fig. 4. Schema von Kraftlinien zwischen drei gleichen Polen.

Fig. 5. Schema der bei Kernteilungen vorkommenden „Triaster"-Figuren.

Fig. 6. Ei mit „Triaster"-Figur. (Polyspermie.)

Fig. 7.—12. Schematische Darstellung des Befruchtungs- und Zellteilungsvorganges unter Benutzung von Abbildungen für verschiedene Stadien.

Fig. 7. Unbefruchtetes Ei und Spermatozoon.

Fig. 8. Vereinigungen von Ei- und Spermakern nach Wilson.

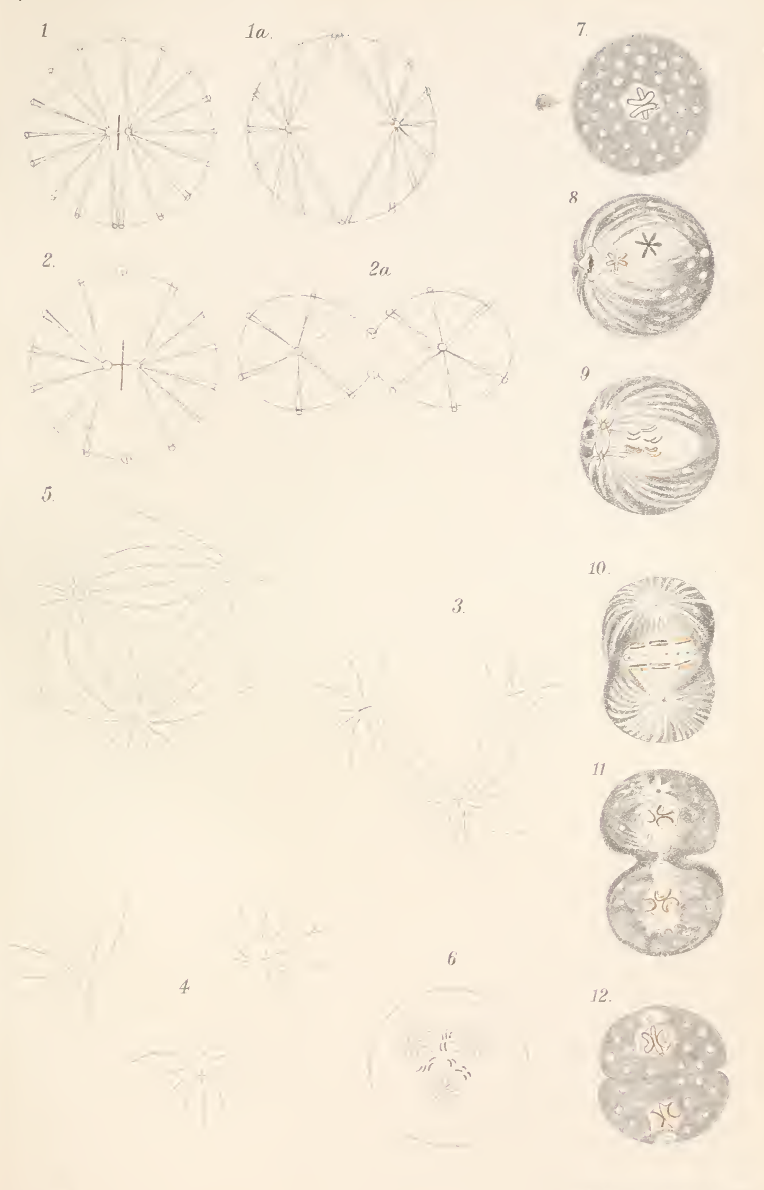
Fig. 9. Vorbereitung der ersten Zellteilung (Prophase), nach Drüner und Gurwitsch.

Fig. 10. Erste Kernteilung (Metaphase), nach Ziegler, Wilson, Gurwitsch.

Fig. 11. Erste Zellteilung (Anaphase), nach Ziegler.

Fig. 12. Zweizellenstadium (Telophase).





H. Przibram

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL VI.

Anordnung der Zellen.

Fig. 1. Öltropfen, in Mischung von Alkohol und Wasser schwebend, mit seinem Äquator das umschließende Weinglas eben berührend, von oben gesehen; Teilung in zwei Tropfen, nach Roux.

Fig. 2. Derselbe, viergeteilt, nach Roux.

Fig. 3. Derselbe, zwei Viertel abermals zweigeteilt, nach Roux.

Fig. 4. und 4 *a*. Zweigeteilter Tropfen in verschiedener Weise viergeteilt, nach Roux.

Fig. 4 *a*. Gemeinsames Resultat beider Teilungen (4 und 4 *a*), nach Roux.

Fig. 5. Öltropfenkranz aus 8 Tropfen, deren einer größer (a''), nach Roux.

Fig. 5 *a*. Verschiebung des größeren Tropfens ins Innere, nach Roux.

Fig. 5 *b*. Resultat der Verschiebung, nach Roux.

Fig. 6. Bestehenbleiben eines offenen Tropfenkranzes bei genügender Verunreinigung des Öles (geringere Oberflächenspannung), nach Roux.

Fig. 7. Sich nähernde Furchungszellen von Rana fusca in verdünntem Eiweiß („Cytotaxis"), „Cytotropismus" nach Roux.

Fig. 8 und 8 *a*. Zusammenfügung von Furchungszellen „Cytarme", nach Roux.

Fig. 9 und 9 *a*. Zellgleiten von Furchungszellen „Cytolisthesis", nach Roux.

Fig. 10 und 10 *a*. Zwei Pigmentanordnungen vereinigter Zellen, nach Roux.

Fig. 11 und 11 *a*. Selbsttrennung von Zellen, vereinigter Cytochorismus, nach Roux.

Fig. 11 *a*. Spaltförmige Selbsttrennung von Zellen, „Cytochorismus", nach Roux.

Fig. 12 und 12 *a*. Schema der Epithelbildung: ebenes Gefüge, nach Zur Straßen.

Fig. 13 und 13 *a*. Schema der Epithelbildung: gekrümmtes Gefüge, nach Zur Straßen.

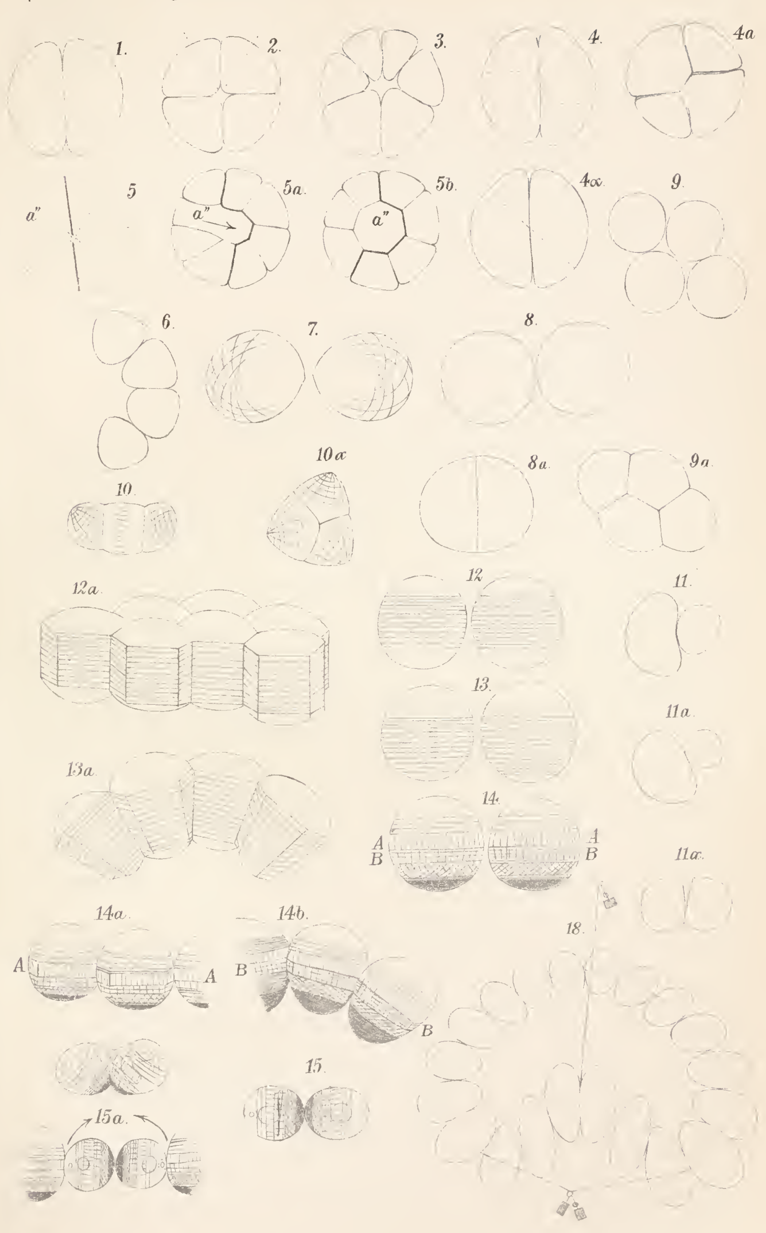
Fig. 14 und 14 *a*, 14 *b*. Schema der Epithelbildung: Möglichkeit beider Gefüge, nach Zur Straßen.

Fig. 15. Schema der Polaritätsverhältnisse der zwei ersten Zellen, nach Zur Straßen.

Fig. 15 *a*. Schema der Polaritätsverhältnisse von zwei Zellen im Epithelverbande, nach Zur Straßen.

Fig. 16. Modell der Zelleinstülpung, nach Rhumbler. Aufgefädelte Stahlreifchen mit verschiedener Gewichtsbeanspruchung.





H. Przibram

Lichtdruck u. Druck v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig



TAFEL VII.

Entwicklungsmechanik der Nesseltiere (Cnidaria).

Fig. 1 *a*—*f*. Entwicklung eines Polypen von Clytia flavidula aus einer Zelle des Zweizellenstadiums, nach Zoja.

Fig. 2 *a*—*c*. Entwicklung eines Polypen von Clytia flavidula aus einer Zelle des Vierzellenstadiums ($^1/_4$ Ei), nach Zoja.

Fig. 3. Aegineta flavescens, Vierzellenstadium, nach Maas.

Fig. 4. Aegineta flavescens, Aequale Form des Achtzellenstadiums, nach Maas.

Fig. 4 *a*. Aegineta flavescens, Entwicklung der Hälfte desselben zur Meduse, nach Maas.

Fig. 5. Aegineta flavescens, Inaequale Form des Achtzellenstadiums, nach Maas.

Fig. 5 *a*, *b*, *c*. Entwicklung nach der Zerschneidung *aa*, *bb*, *cc*.

Fig. 6. Aegineta flavescens, Verlagerung der Furchungszellen in eine Reihe, nach Maas.

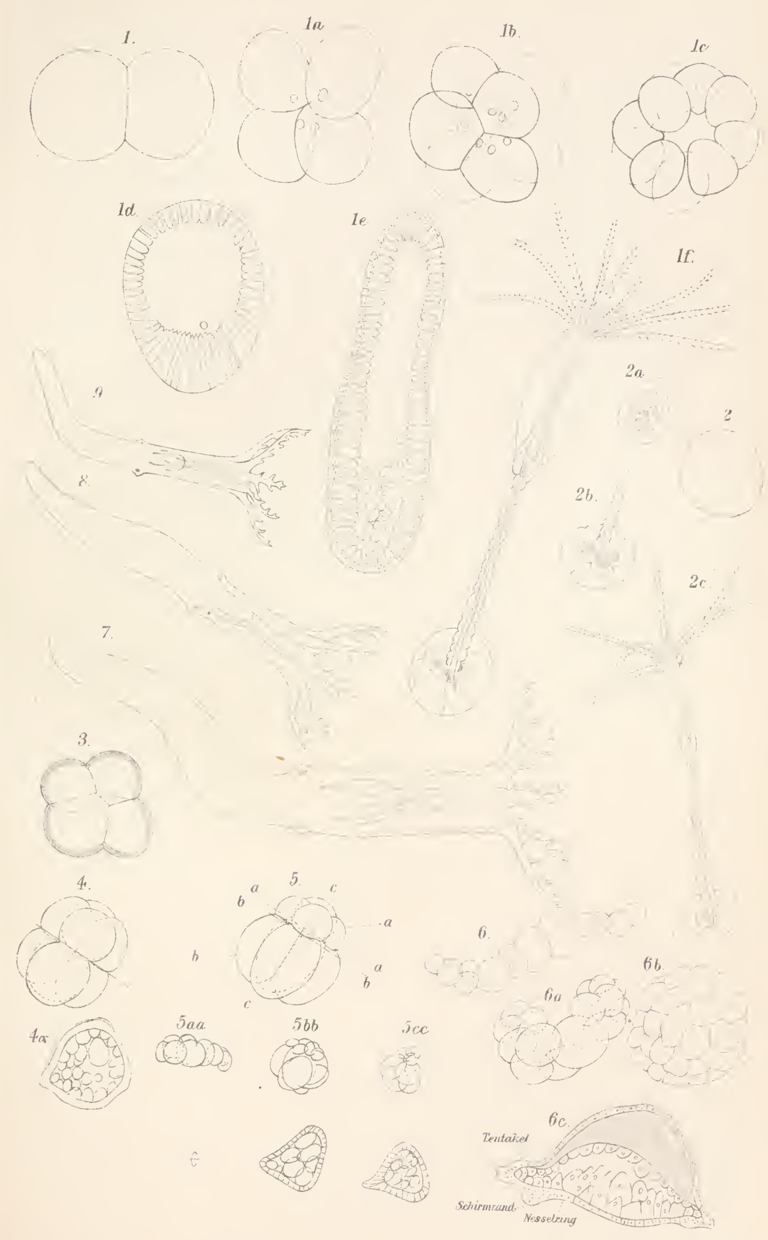
Fig. 6 *a*, *b*, *c*. Entwicklung derselben zu normaler Meduse, nach Maas.

Fig. 7. Seefeder (Renilla) aus ganzem Ei entwickelt, nach Wilson.

Fig. 8. Seefeder (Renilla) aus halbem Ei entwickelt, nach Wilson.

Fig. 9. Seefeder (Renilla) aus viertel Ei entwickelt, nach Wilson.





H. Przibram
Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL VIII.

Entwicklungsmechanik der Rippenquallen (Ctenophora).

Fig. 1 *a*—*k*. Entwicklung von Beroë ovata, nach Ziegler und Delâge, *o*, die entsprechenden Stadien von oben gesehen. M = Mundebene, T = Tentakelebene. (Welch letztere für die Figuren ohne *o* mit der Papierebene zusammenfällt.)

Fig. 2 *a*—*e*. Entwicklung eines halben Eies von Beroë ovata, nach Driesch und Morgan.

Fig. 3. Verlagerung der Blastomeren von Beroë ovata, nach Fischel.

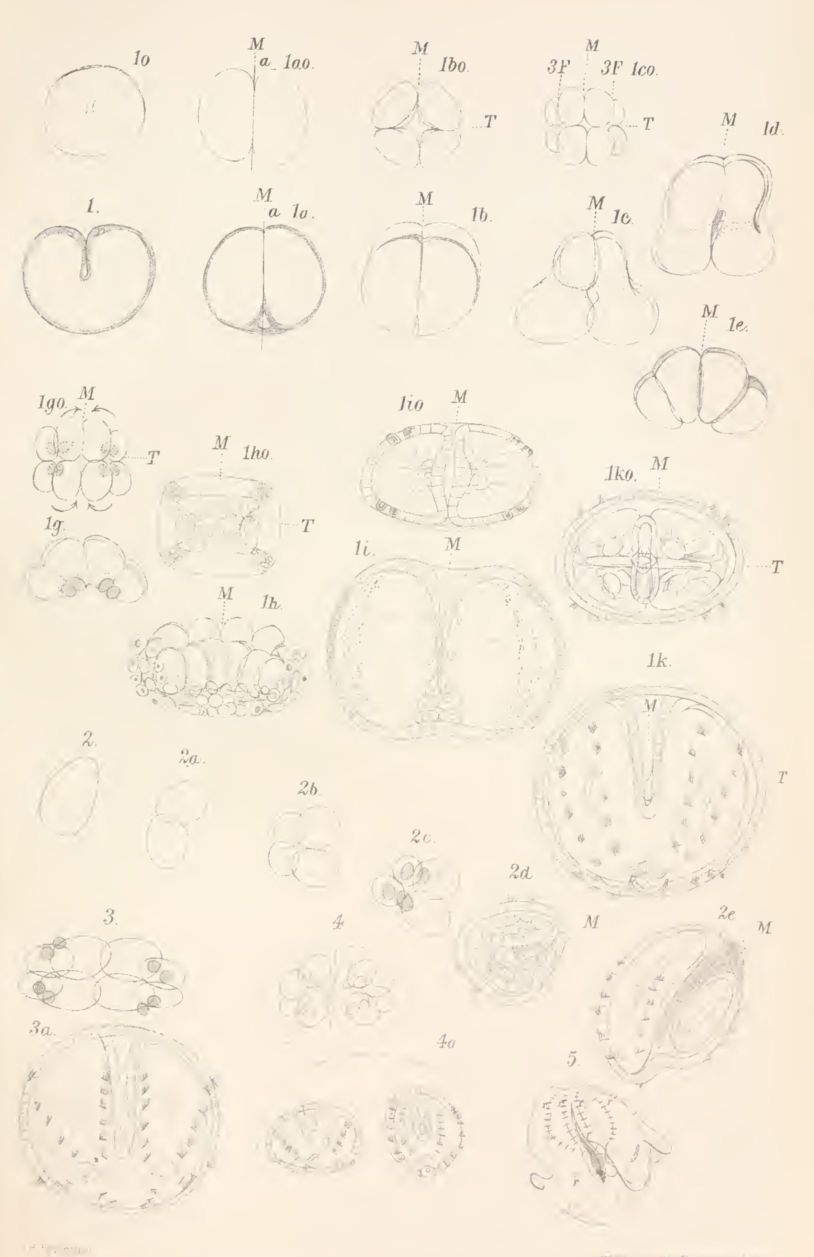
Fig. 3 *a*. Daraus erhaltene Doppelbildung.

Fig. 4. Trennung der Blastomeren durch Einklemmen der Eihaut.

Fig. 4 *a*. Daraus erhaltene (halbe) Zwillinge, nach Fischel.

Fig. 5. Postgeneration der fehlenden Hälfte einer aus einer Blastomere des Zweizellenstadiums erhaltenen Larve von Bolina hydatina bei der Metamorphose, nach Chun. (r = regenerierte Teile: Tentakelbasis und vier Meridionalgefäße.)





Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.

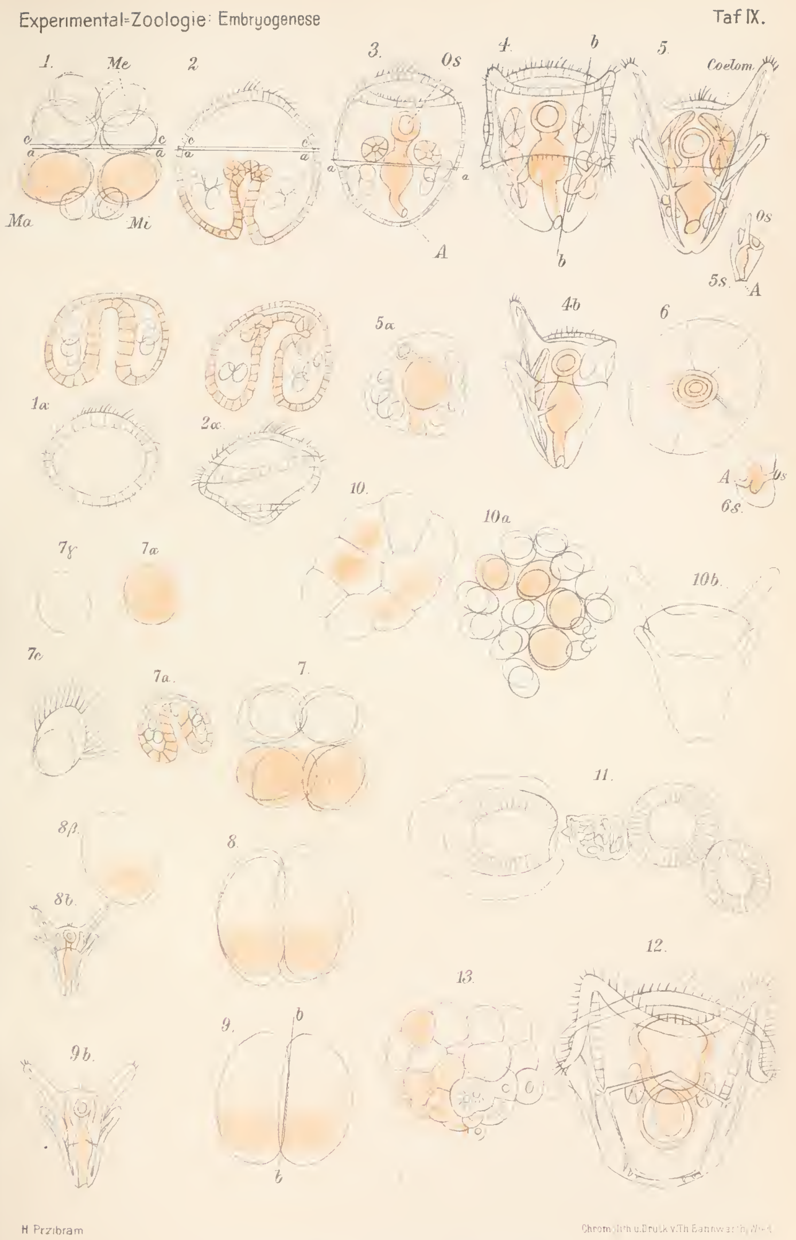


TAFEL IX.

Entwicklungsmechanik der Stachelhäuter (Echinodermata).

Fig. 1—6. Schemata zur Entwicklung der Echinodermen. *aa, bb, cc* Schnittführungen; nach Boveri, Driesch und Roule.
Fig. 1. Sechzehnzellenstadium des Seeigels. Strongylocentrotus lividus. *Ma* = Makromeren, *Me* = Mesomeren, *Mi* = Mikromeren.
Fig. 1 *a*. Larve aus dem vegetativen Abschnitte (unterhalb *aa*).
Fig. 1 *c*. Larve aus dem animalen Abschnitte (oberhalb *cc*).
Fig. 2. Larve vor Abschnürung der Coelomsäcke.
Fig. 2 *a*. Larve aus dem vegetativen Abschnitte derselben (unterhalb *aa*).
Fig. 2 *c*. Larve aus dem animalen Abschnitte derselben (oberhalb *cc*).
Fig. 3. Seesternlarve nach Bildung der Coelomsäcke. (*os* = Mund, *A* = After.)
Fig. 3 *a*. Weiterentwicklung. Abschnitt der Coelomsäcke (unterhalb *aa*).
Fig. 4. Larve nach Bildung der Kalkdreistrahler.
Fig. 4 *a*. Weiterentwicklung nach Abschnitt eines Dreistrahlers (nach *bb*).
Fig. 5. „Pluteus", vollendete Larvenform der Seeigel.
Fig. 5 *s*. Dieselbe von der Seite gesehen. (*os* = Mund, *A* = After.)
Fig. 6. Seeigel nach der Metamorphose, nach Roule.
Fig. 6 *s*. Derselbe von der Seite gesehen. (*os* = Mund, *A* = After.)
Fig. 7—9. Isolationen von Blastomeren und deren Aufzucht, nach Zoja und Driesch.
Fig. 7. Achtzellenstadium des Seeigels Strongylocentrotus lividus.
Fig. 7 *α*. Isolierte vegetative Blastomere desselben.
Fig. 7 *a*. Weiterentwicklung derselben zur Gastrula.
Fig. 7 *γ*. Isolierte animale Blastomere des Achtzellenstadiums.
Fig. 7 *c*. Weiterentwicklung derselben zur „Langwimpern"-Blastula.
Fig. 8. Vierzellenstadium des Seeigels Strongylocentrotus lividus.
Fig. 8 *β*. Isolierte Blastomere desselben.
Fig. 8 *b*. Pluteus daraus.
Fig. 9. Zweizellenstadium des Seeigels Strongylocentrotus lividus.
Fig. 9 *b*. Pluteus aus einer isolierten Blastomere des Zweizellenstadiums.
Fig. 10. Achtzellenstadium des Seeigels unter Pressung, nach Driesch.
Fig. 10 *a*. Weiterentwicklung nach Aufhebung der Pressung.
Fig. 10 *b*. Daraus erhaltener normaler Pluteus (Umriß).
Fig. 11. Sich weiterentwickelnde ausgeplatzte „Extra-ovate", nach Loeb.
Fig. 12. Aus zwei Eiern verschmolzener Groß-Pluteus, nach Driesch.
Fig. 13. Aus verschiedengefärbten Blastomeren durch Transplantation erhaltene Seeigelmorula, nach Garbowski. (Die durch orangefarbenen Kreisfleck bezeichneten Blastomeren gehören jedenfalls der vegetativen Keimhälfte an.)





H. Przibram

Chrom. lith. u. Druck v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL X.

Entwicklungsmechanik der Rundwürmer (Nematoda).

Fig. 1. Zweizellenstadium (Ventralansicht) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 2. Vierzellenstadium (Ventralansicht) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 3. Achtzellenstadium (Ventralansicht) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 3 *s*. Achtzellenstadium (von der Seite) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 4. Späteres Stadium (Ventralansicht) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 5. Embryo (Ventralansicht) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 5 *s*. Embryo (von der Seite) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 6. Zum Ausschlüpfen fertiger Wurm (Ventralansicht) von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Die Eihülle ist in den Figuren 1—6 fortgelassen. Die großen schweren Kerne sind die nicht diminuierten, welche auf späten Stadien bloß in der Geschlechtszone übrigbleiben. (Boveri.)

Fig. 7. Riesenei von Ascaris megalocephala, nach Zur Straßen.

Fig. 8. T-Riese aus zwei Eiern entstanden, vergeblich ein normales Vierzellenstadium anstrebend.

Fig. 9. Zerschnürung eines dreifachen Riesen durch biskuitförmige Verengung der Eihülle.

Fig. 10 *a*. Weiterentwicklung des größeren Zellenkomplexes.

Fig. 10 *b*. Weiterentwicklung des kleineren (rein ektodermalen) Zellenkomplexes.





H. Przibram

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL XI.

Entwicklungsmechanik der Schnur- und Ringelwürmer (Nemertina et Annelida).

Fig. 1. Ei der Nemertine Cerebratulus lacteus, nach Yatsu.

Fig. 1 *a*. Ei der Nemertine Cerebratulus lacteus während Einschneidens der ersten Furche.

Fig. 1 *b*—*d*. „Pilidien" aus den bei $\gamma\gamma$ entzweigeschnittenen Eiern.

Fig. 2. Ei der Nemertine Cerebratulus marginatus, nach Zeleny. Zweizellenstadium.

Fig. 2 *a*. Weiterentwicklung desselben zur Gastrula.

Fig. 2 *b*. Vierzellenstadium aus einer isolierten Blastomere des Zweizellenstadiums.

Fig. 2 b' und 2 b''. Weiterentwicklung desselben.

Fig. 3. Ei der Nemertine Cerebratulus marginatus, Vierzellenstadium.

Fig. 3 *b*. Weiterentwicklung einer isolierten Blastomere desselben.

Fig. 4. Ei der Nemertine Cerebratulus marginatus, Achtzellenstadium.

Fig. 4 *a*—*c*. Weiterentwicklung nach den Operationen *aa*, *bb*, *cc*.

Fig. 5. Ei der Nemertine Cerebratulus lacteus, Blastula, nach Wilson.

Fig. 5 *a*—*c*. Weiterentwicklung nach den Schnitten *aa*, *bb*, *cc*, und zwar *c* und *aa* aus dem unteren (vegetativen), *cc* und *a* aus dem oberen (mehr animalen) Abschnitte.

Fig. 6. Ei des Annelliden Nereïs, Vierzellenstadium, nach Wilson.

Fig. 6 *s*. Ei des Annelliden Nereïs, von der Seite gesehen. nach Wilson.

Fig. 6 *a*. Achtzellenstadium des Nereïs-Eies, nach Wilson.

Fig. 6 *b*. „Trochophora"-Stadium, nach Wilson.

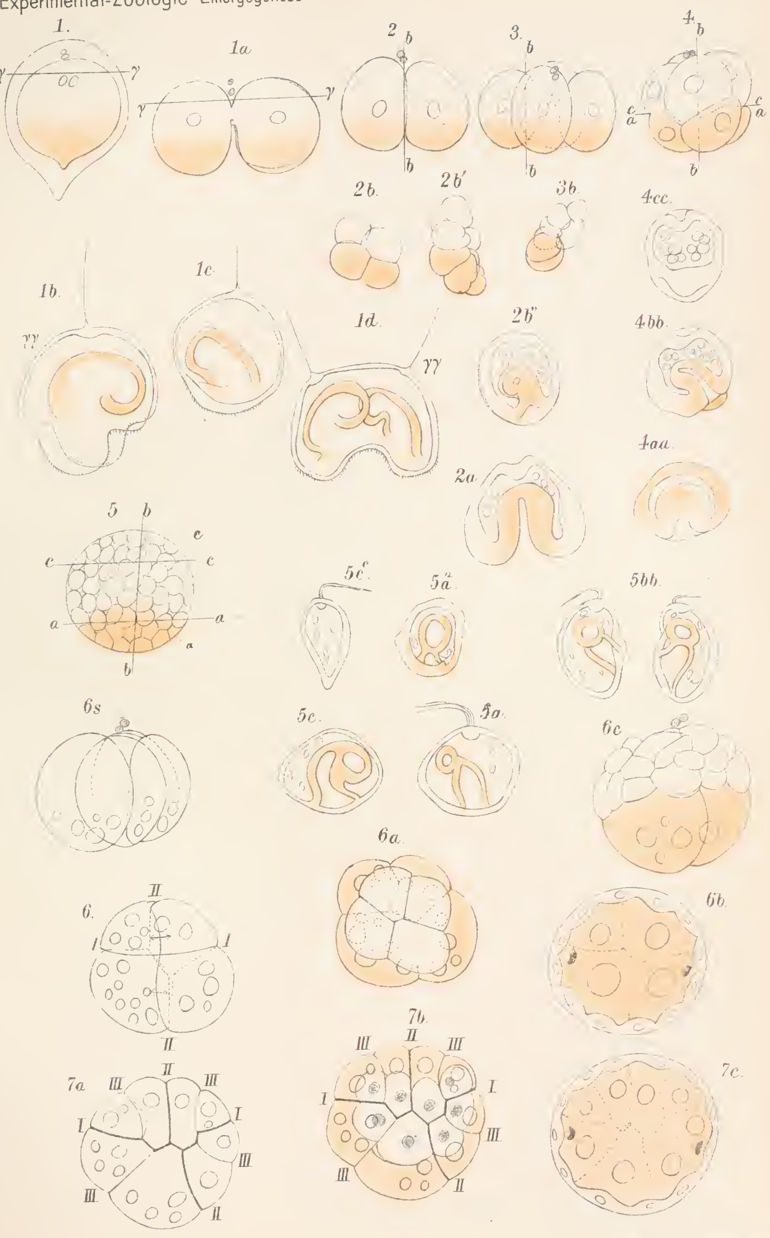
Fig. 6 *c*. Neunundzwanzigzellenstadium, von der Seite, nach Wilson.

Fig. 7 *a*. Durch Druck erzeugtes Achtzellenstadium aus dem Ei Fig. 6, nach Wilson.

Fig. 7 *b*. Nach Aufhebung des Druckes gebildetes Sechzehnzellenstadium, nach Wilson.

Fig. 7 *c*. „Trochophora" daraus, mit acht an Stelle von vier Entodermzellen (gelb).





H. Przibram

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL XII.

Entwicklungsmechanik der Weichtiere (Mollusca).

A. Dentalium.

Fig. 1—10. Entwicklung von Dentalium.

Fig. 1. Befruchtetes Ei vor Beginn der ersten Teilung (1 Stunde nach Besamung), nach Wilson.

Fig. 2. Beginn der ersten Teilung, Bildung des „Dotterlappens" (Dl_1).

Fig. 3. Während der ersten Teilung, „Kleeblattform (Trefoil)", $1^1/_4$ Stunden nach der Besamung.

Fig. 4. Vollendetes Zweizellenstadium.

Fig. 5. Zweite Teilung (Höhepunkt).

Fig. 6. Achtzellenstadium (nach Crampton für Ilyanassa).

Fig. 7. Sechzehnzellenstadium (nach Crampton für Ilyanassa).
(Punktiert die „primären Trochoblasten").

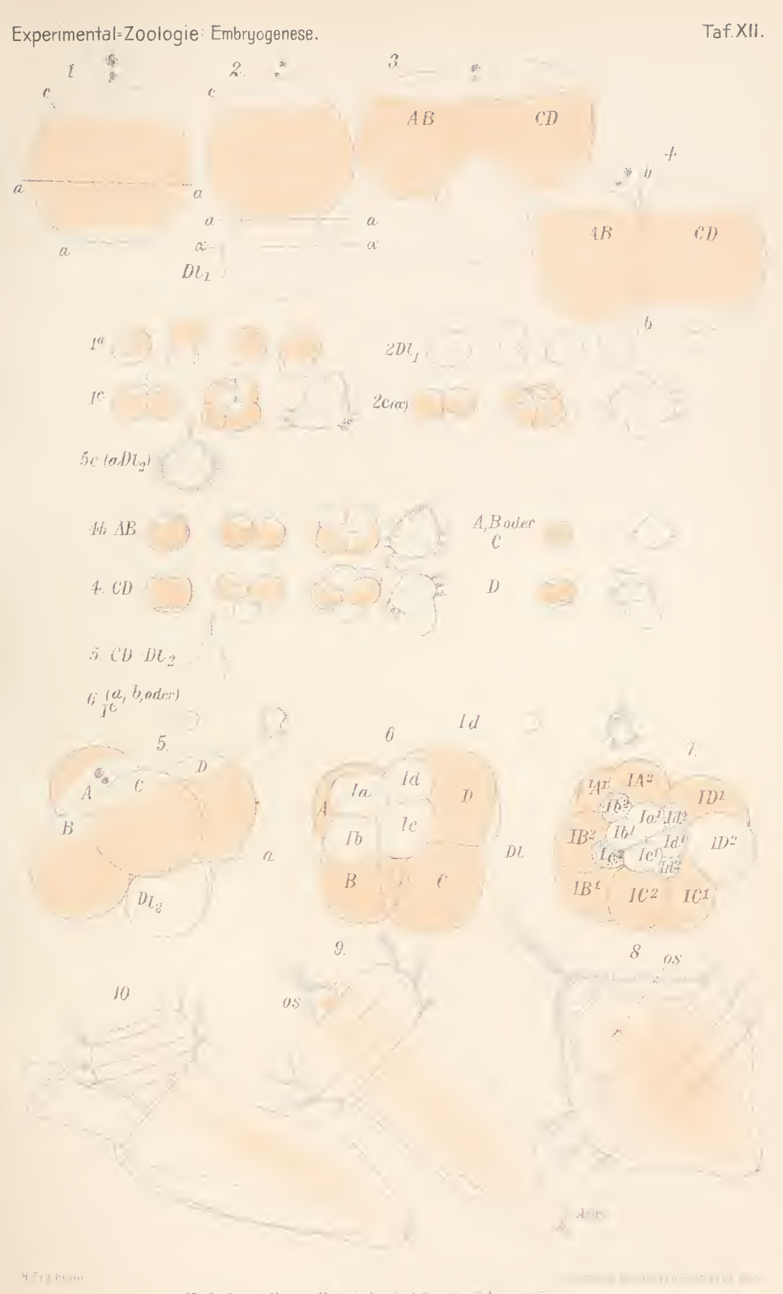
Fig. 8. Trochophora von Dentalium, nach Wilson.

Fig. 9. Verwandlung derselben., nach Wilson.

Fig. 10. Junges, verwandeltes Dentalium, nach Wilson.

Die kleinen Figuren sind Schemata der Weiterentwicklung der durch die Schnitte *aa*, *aa*, *bb* isolierten Eiteile; die Nummer bezieht sich auf das operierte Stadium, das unter der betreffenden Nummer ohne weiteren Buchstaben abgebildet ist; die Buchstaben beziehen sich auf die zur Weiterentwicklung gelangten Eiteile, wie sie in der normalen Entwicklung durch Eintragung der Buchstaben in die Eiteile selbst zu ersehen sind.





Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



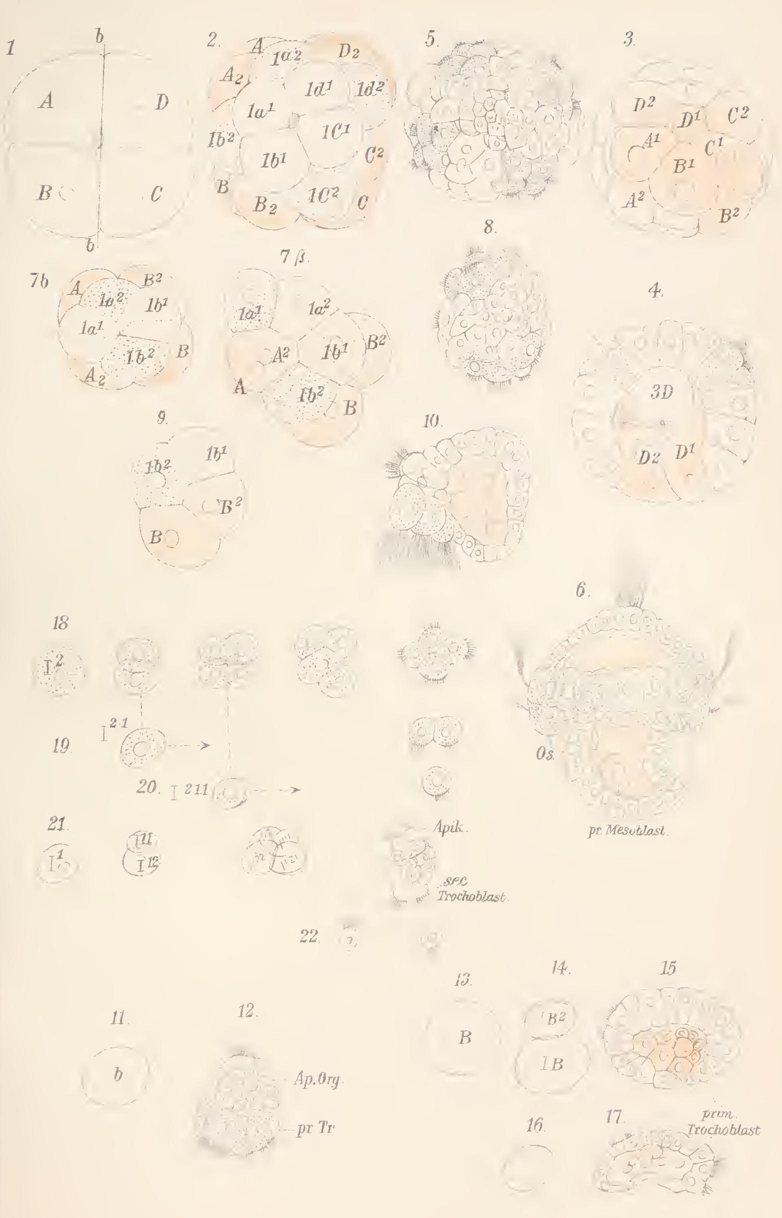
TAFEL XIII.

Entwicklungsmechanik der Weichtiere (Mollusca).

B. Patella.

Fig. 1. Ei von Patella (Napfschnecke), nach Wilson.
Vierzellenstadium, von oben, nach Wilson.
Fig. 2. Sechzehnzellenstadium desselben, von oben, nach Wilson.
Fig. 3. Zweiundfünfzigzellenstadium desselben, von oben, nach Wilson.
Fig. 4. Späteres Stadium desselben, sagittaler optischer Schnitt, nach Wilson.
Fig. 5. Sogenanntes „Ktenophorenstadium", von oben, nach Wilson.
Fig. 6. Trochophora, von der linken Seite gesehen, nach Wilson.
Fig. 7 *b*. Geschlossener Typus der Entwicklung einer isolierten Blastomere des Zweizellenstadiums, von oben, nach Wilson.
Fig. 7 *β*. Offener Typus derselben Operation, von oben, nach Wilson.
Fig. 8. Geschlossene Larve aus isolierter Blastomere des Zweizellenstadiums, von oben.
Fig. 9. Weiterentwicklung einer isolierten Blastomere des Vierzellenstadiums, von der Seite.
Fig. 10. Offene Larve aus isolierter Blastomere des Zweizellenstadiums, von der Seite.
Fig. 11. Isolierte Mikromere des Achtzellenstadiums, von oben.
Fig. 12. Weiterentwicklung derselben.
Fig. 13. Isolierte Makromere des Achtzellenstadiums.
Fig. 14. Nächste Teilung derselben.
Fig. 15. Weiterentwicklung derselben, von der Seite.
Fig. 16. Isolierte Makromere des Sechzehnzellenstadiums.
Fig. 17. Weiterentwicklung derselben, von der Seite.
Fig. 18. Isolierter primärer Trochoblast und Weiterentwicklung.
Fig. 19. Isolierte Zelle der nächsten Teilung des Tr. und Weiterentwicklung.
Fig. 20. Isolierte Zelle der zweitnächsten Teilung des Tr. und Weiterentwicklung.
Fig. 21. Isolierte Schwesterzelle des primären Trochoblast und Weiterentwicklung.
Fig. 22. Einzeln entwickelte Apikalzelle.
Fig. 23. Einzeln entwickelter sekundärer Trochoblast.





Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL XIV.

Entwicklungsmechanik der Uchordatiere (Prochorda) und Fische (Pisces).

Fig. 1—7. Normalentwicklung der Aszidien, nach Wilson und Delâge.
Fig. 1 *s*. Befruchtetes Ei von der Seite.
Fig. 2. Zweizellenstadium, von oben.
Fig. 2 *s*. Zweizellenstadium, von der Seite gesehen.
Fig. 3. Vierzellenstadium, von oben.
Fig. 3 *s*. Vierzellenstadium, von der Seite gesehen.
Fig. 4. Späteres (Blastula?) Stadium.
Fig. 5 *s*. Gastrula, von der Seite (Längsschnitt).
Fig. 6 *s*. Späteres Stadium. (Längsschnitt).
Fig. 7 *s*. Fertige Larve. (Längsschnitt).
Fig. 8. Halblarve aus zwei isolierten Zellen des Vierzellenstadiums der Ascidie Ascidiella aspersa, nach Chabry.
Fig. 9. Aus isolierter Blastomere gezogene Larve von Phallusia mammillata, nach Driesch.
Fig. 10. Ei des Amphioxus lanceolatus nach der Befruchtung, Yves Delâge.
Fig. 10 *a*. Hieraus gezogene Gastrula (Querschnitt), nach Yves Delâge.
Fig. 11. Zweizellenstadium.
Fig. 11 *a*. Aus isolierter Blastomere desselben gezogene Gastrula (Querschnitt), nach Wilson und Morgan.
Fig. 12. Vierzellenstadium, von oben, nach Wilson und Morgan.
Fig. 12 *s*. Vierzellenstadium, von der Seite gesehen, nach Wilson und Morgan.
Fig. 12 *a*. Aus isolierter Blastomere desselben gezogene Gastrula (Querschnitt), nach Wilson und Morgan.
Fig. 13. Doppelblastula des Amphioxus (Querschnitt), nach Wilson und Morgan.
Fig. 14—16. Ei vom Neunauge, Petromyzon Planeri, mit durch „Blastotomie“ entstandenen Zwillingsembryonen, nach Bataillon.
Fig. 17. Keimrand aus dem Ei von Scyllium, nach Kopsch.
Fig. 18. Resultat der bei 17 durch einen Strich angedeuteten Operation.
Fig. 19. Eier von Amia calva an einem Blatte, nach Eycleshelmer.
Fig. 20. Furchung des Eies von Amia calva. I—III. Furche, nach Eyclesheimer.
Fig. 21. Furchung des Eies von Amia calva, vom oberen Pole, nach Eyclesheimer.
Fig. 21 *a—d*. Stellungen des Embryos bei Fixierung der Lage der I. respektive I. und II. Furche, nach Eyclesheimer.
Fig. 22—26. Schematische Darstellung der Knochenfischentwicklung, nach Sumner.
Fig. 27—29. Feststellung der Regionen, in denen der Embryo entsteht, durch Einstecken von Borsten an bestimmten Stellen des Eies von Fundulus, nach Sumner.
Fig. 30. Embryo von Fundulus aus einer Zelle des Zweizellenstadiums, nach Morgan.
Fig. 31. Weiterentwicklung eines Forellenembryos (Trutta fario), nach einer der in Fig. 17 angedeuteten analogen Operationen, nach Kopsch.
Fig. 32—34. Monströse Mehrfachbildungen von der Plötze Leuciscus rutilus, nach Aufenthalt in Salzlösungen, nach Bataillon.

TAFEL XV.

Entwicklungsmechanik der vierfüßigen Wirbeltiere (Tetrapoda).

Fig. 1. Ei von Triton, vor der Furchung, von oben, nach Spemann.

Fig. 2 *a*. Zweizellenstadium desselben, seltener Fall der 1. Furche in der späteren Medianebene (2 *b*), von oben, nach Spemann.

Fig. 2 *c*. Entwicklung von zwei Embryonen aus jenem, nach Herlitzka.

Fig. 2 *α*. Zweizellenstadium des Tritoneies, häufigerer Fall der ersten Furche in der späteren Frontalebene (2 *β*), von oben, nach Spemann.

Fig. 2 *γ* und 2 *δ*. Weiterentwicklung nur des einen (dorsalen) Teilstückes zu einem vollständigen Embryo, nach Spemann.

Fig. 3 *α*. Entwicklung der beiden Hälften eines im späten Gastrulastadium quer durchschnürten Tritonkeimes, nach Spemann.

Fig. 3 *β*. Weiterentwicklung des vorderen Teilstückes (oben) mit Hirn (*c r*) und primären Augenblasen (*o c*) und des hinteren Teilstückes (unten) mit Medullarinne (*m e*), nach Spemann.

Fig. 4, 5. Triton taeniatus-Embryonen, mit weitgehender Verdoppelung des Vorderendes, nach Spemann.

Fig. 6. Triton taeniatus, Querschnitt durch den Kopf eines Embryos; die primäre Augenblase (*o c*) der linken Seite im Begriffe, sich in den Augenbecher umzuwandeln; von der Linsenanlage noch nichts zu sehen; rechts primäre Linsenbildungszellen (und ein Teil des späteren Augenbechers) entfernt, nach Spemann.

Fig. 6 *a*. Links Einstülpung der Linse (*l*); rechts ist eine Linsenbildung durch Einschiebung von Mesoderm (*m e*) verhindert worden, nach Spemann.

Fig. 6 *b*. Links Linsenbläschen von der Epidermis abgeschnürt; rechts eine Linse in Einstülpung begriffen, da der Augenbecher die Epidermis in diesem Falle (im Gegensatze zu 6 *a*) erreicht hatte, nach Spemann.

Fig. 7. Ei von Rana esculenta, Teichfrosch, von oben, nach Roux.
(Die geraden Striche bedeuten den Anstich der betreffenden Blastomeren).

Fig. 8 *a*. Zweizellenstadium desselben, von oben, nach Roux.

Fig. 8 *b*. Daraus entwickelte „Semimorula", von oben, nach Roux.

Fig. 8 *c*. Daraus entwickelter „Hemiembryo lateralis", von oben, nach Roux.

Fig. 8 *α*. Zweizellenstadium mit anders gestellter zweiter Furche, nach Roux.

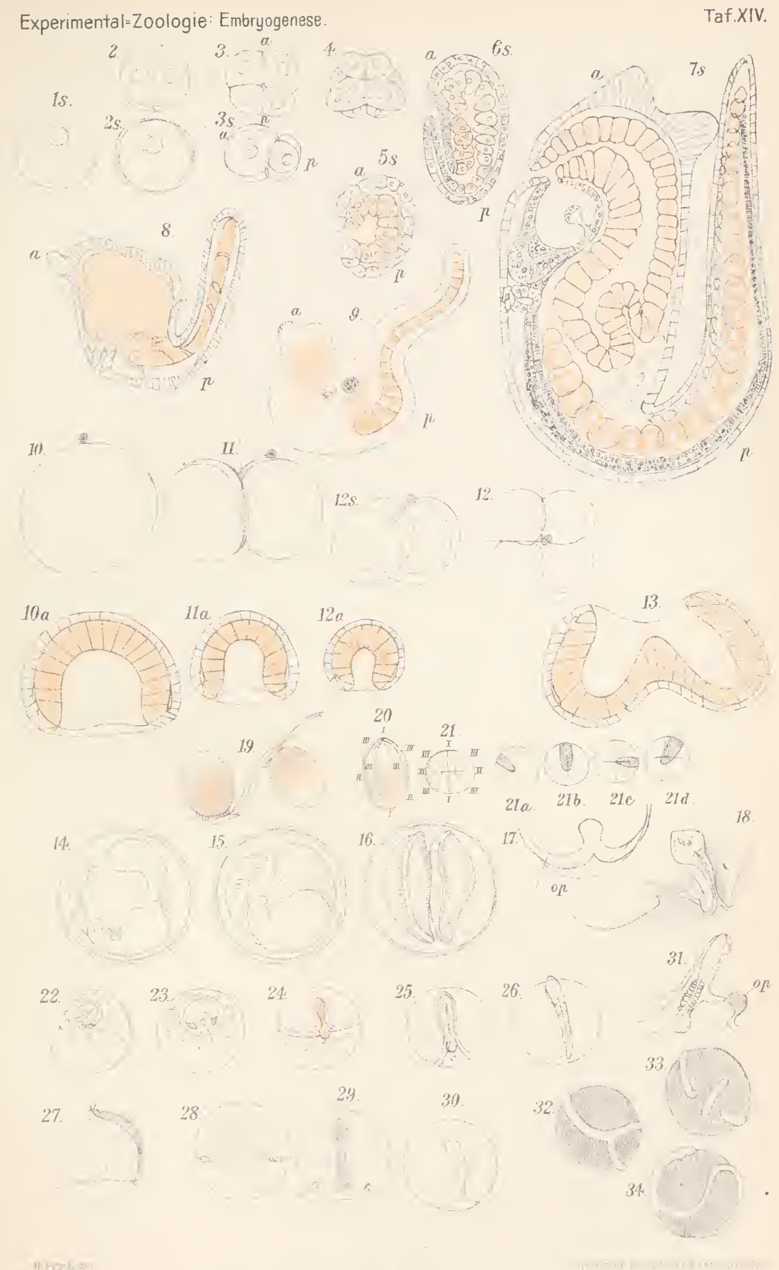
Fig. 9 *α*. Daraus entwickeltes Vierzellenstadium, nach Roux.

Fig. 9 *β*. Daraus entwickelter „Hemiembryo anterior", nach Roux.

Fig. 10. Doppelköpfiger Froschembryo nach Schultzes Versuch.

Fig. 11. Schema der Entstehung desselben, von der Seite, nach Wetzel.

Fig. 12. Schema der Entstehung einer verkleinerten Ganzbildung aus einer Blastomere in Morgans Anstich einer Blastomere (punktiert) und Aufwärtsstellung des weißen Pols, von der Seite.



Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



Fig. 13. Schema der Entstehung eines Hemiembryos in Morgans Versuch, analog 12, aber bei Aufwärtsstellung des schwarzen Pols, von der Seite.

Fig. 14. Rana silvatica, Embryo am Ende des nichtbeweglichen Stadiums von der linken Seite, *o c* Augenbecher, das Kreuz Stelle der Ohrenoperation, nach Streeter.

Fig. 14 *a*. Aus dem operierten Embryo entwickelter Frosch; Kopf von oben; links fehlt die Ohrbeule, nach Streeter.

Fig. 15. Rana esculenta, Larve mit eingezeichneter Operationslinie a b zur Entfernung des Gehirnes, von der Seite, nach Schaper.

Fig. 15 *a*. Entwicklung der so operierten Larve, von oben, nach Schaper.

Fig. 15 *a*. Entwicklung einer normalen Kontrollarve, von oben, nach Schaper.

Fig. 16. Rana-Embryo mit Operationslinie *ab* zum Abschnitt der dorsalen Hälfte der Ganglienleiste, von der linken Seite, nach Harrison.

Fig. 16 *a*. Partie aus dem weiterentwickelten Embryo, ohne sensible Nerven. *Sp C* = Spinalganglienkette; *u* = Abdominalmuskeln, *H* = Hinterbeinanlage, von der linken Seite, nach Harrison.

Fig. 17. Rana-Embryo mit Operationslinien a_1b, a_2b zur Entfernung der ventralen Hälfte der Ganglienleiste, von der linken Seite, nach Harrison.

Fig. 17 *a*. Partie aus dem weiter entwickelten Embryo ohne motorische Nerven, *Sp C* = Spinalganglienkette; von der linken Seite, nach Harrison.

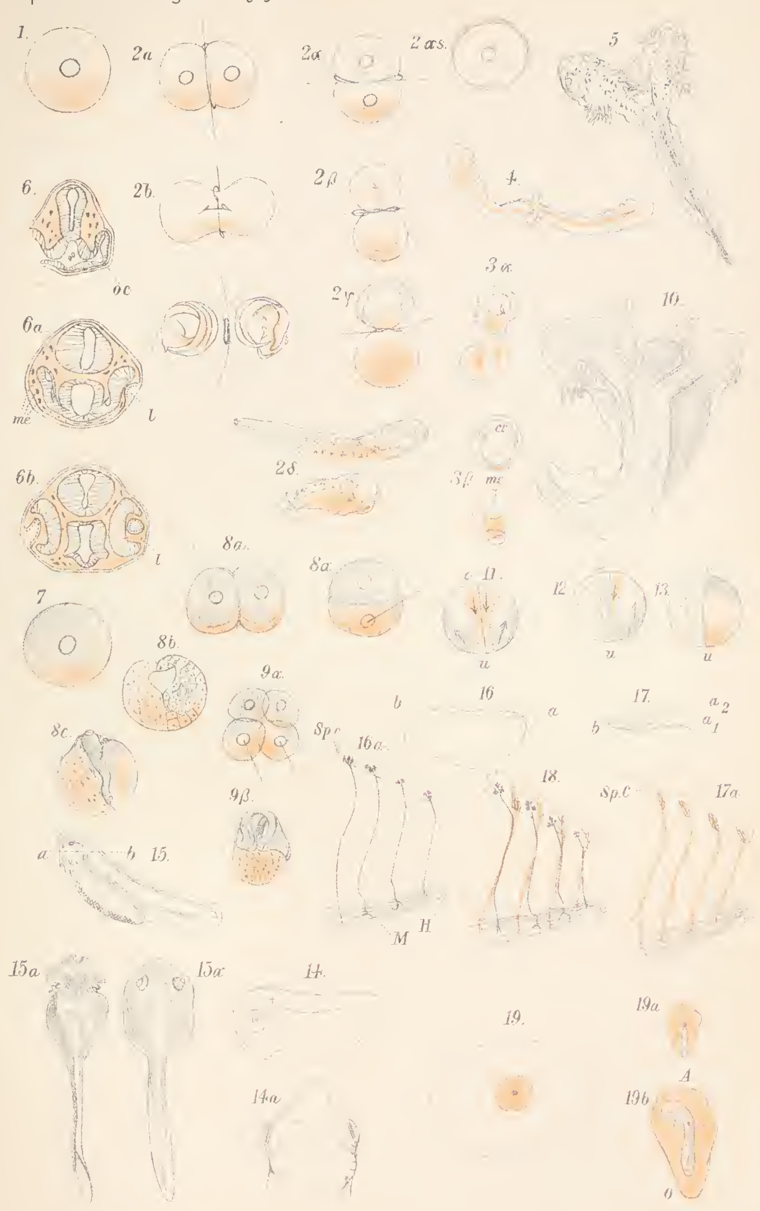
Fig. 18. Rana-Larve, normales Kontrollexemplar mit sensiblen Nerven (gelb) und motorischen Nerven (schwarz), von der linken Seite, nach Harrison.

Fig. 19. Ei des Haushuhns, Gallus domesticus, kurz nach der Ablage; mit Einstichpunkt an der bloßgelegten Keimscheibe, von oben gesehen, nach Peebles.

Fig. 19 *a*. Keimscheibe mit Primitivrinne, von oben gesehen, nach Peebles.

Fig. 19 *b*. Embryo zu beiden Seiten der Marke weiter entwickelt, *A* vorderes Ende, *O* hinteres Ende, nach Peebles.





H. Przibram. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



TAFEL XVI.

Einwirkung äußerer Faktoren auf die Entwicklung.

Fig. 1. Normale Seeigellarve (Pluteus), nach Herbst.

Fig. 2. Seeigelblastula aus kaliumfreiem Seewasser, nach Herbst.

Fig. 3. Seeigellarve aus schwefelfreiem Seewasser, nach Herbst.

Fig. 4. Seeigellarve aus sulfatfreiem Seewasser, nach Herbst.

Fig. 5. Seeigellarve aus kalziumfreiem Seewasser, nach Herbst.

Fig. 6. Seeigellarve aus lithiumhaltigem Seewasser, nach Herbst.

Fig. 7. „Exogastrula“ aus Wärmekultur von Seeigeleiern, nach Driesch.

Fig. 8—10. Entwicklung des Kalkschwammes Sycandra, nach Maas.

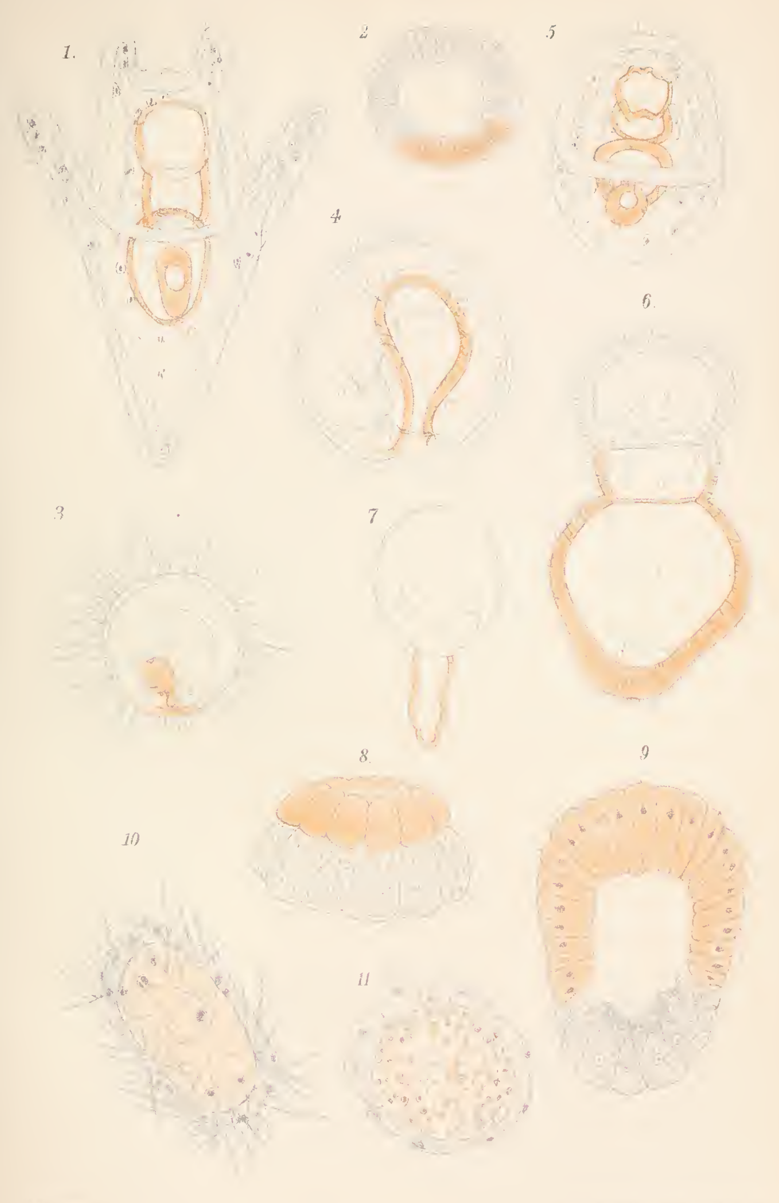
Fig. 8. Sonderung von Gastralzellen (gelb) und Dermalzellen (punktiert), Längsschnitt.

Fig. 9. „Amphiblastula“, Längsschnitt, nach Maas.

Fig. 10. Entwickeltes Kalkschwämmchen (Sycandra setosa), Aufsicht, nach Maas. Die schwarzen Kreisflecke = Porus.

Fig. 11. In karbonatfreiem Seewasser gezogenes Sycandra setosa, Aufsicht nach Maas.





H. Przibram

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.





